АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV, ВЫП. 5

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1955

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

1955

ТОМ XXXIV сентябрь — октябрь ВЫПУСК 5

Адрес редакции:

Москва Б-64, Подсосенский пер., д. 21,

Издательство Академии наук СССР,

Редакция «Зоологического журнала»

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

ЗАМЕНА ЯИЧНОГО БЕЛКА КАК МЕТОД ВЕГЕТАТИВНОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ ПТИЦ

И. МРАЗ и И. МРАЗОВА

Военно-медицинская академия Чехословакии

Борьба за материалистическое понимание биологических процессов сосредоточилась в прошлые десятилетия в большой степени на вопросах наследственности. Это вполне понятно, потому что объяснение сущности наследственности включало и представления о существе жизненных процессов. Поэтому вопрос о теории наследственности не случайно стал в центре дискуссии на сессии ВАСХНИЛ в 1948 г.

С проблемой наследственности неразрывно связан и вопрос о вегетативной гибридизации. Несомненно, что связь организма с окружающей его средой, осуществляющаяся в процессе обмена веществ, является источником наследственности и ее изменчивости. Мичуринская генетика, указывающая, что всякое влияние, которое вызывает изменение типа обмена веществ, может влиять одновременно и на наследственность организма, должна доказать, что вегетативная гибридизация является действенным методом, позволяющим воспитывать организм в определенном направлении.

Вегетативная гибридизация является методом, посредством которого осуществляется взаимное влияние друг на друга организмов, отличающихся типом метаболизма; при этом происходит взаимный обмен их пластическими веществами, вступающими в качестве новых биологических факторов в жизненные процессы подопытных организмов; эти факторы влияют в соответствующем направлении на определенный (свойственный им) тип метаболизма, а тем самым и на наследственность.

Задачи современной биологии требуют экспериментальной разработки основных положений советского творческого дарвинизма на различных объектах. С этой точки зрения применение метода вегетативной гибридизации представляется особенно важным.

Весьма доступным объектом исследования, с методической точки зрения, являются яйца птиц. До настоящего времени было выработано несколько методов, пользуясь которыми можно воздействовать на зародыш с первых дней его развития. Одним из самых простых методов этого рода является частичная замена белка яиц птиц одной породы белком другой породы или другого вида и даже другого рода.

В данной работе мы приводим некоторые факты, полученные в результате использования этого метода.

Метод частичной замены белка применяется в настоящее время довольно широко, особенно в СССР (Боголюбский, 1949; Давыдов, 1950; Машталер, 1950), в Чехословакии (Гашек, 1954; Мраз и Мразова, 1953) и в Болгарии (Паспалев и Братанов, 1950).

I. Методика

В опытах мы взаимно заменяли при помощи инъекционного шприца 7—9 мл белка в яйцах кур породы леггорн (*Л*) и родайленд (*Р*) и в яйцах уток породы пекин (*П*). Курица породы *Л* — чистобелая, породы *Р* — красная с темнокоричневым оттенком и утка породы *П* — белая.

Мы использовали несколько методов. Опишем тот, который, по нашему мнению, является самым удобным и одновременно самым простым. По линии наибольшего поперечника яйца мы просверливали в скорлупе при помощи зубного сверла одно отверстие. Чтобы не повредить желточную мембрану (движение белка во время замены вызывает вращение желточного мешка и его оболочка может порваться), мы вводили иглу шприца глубоко в яйцо. Чтобы не повредить воздушную камеру яйца, необходимо направлять иглу к острому полюсу. Отверстие в скорлупе должно быть немного больше диаметра иглы, чтобы одновременно с введением белка в яйцо белок яйца-реципиента вытекал наружу.

Всю манипуляцию нужно производить осторожно, не очень быстро и без интенсивного нажима на поршень шприца, чтобы не повредить желточный мешок и халазовый аппарат.

Опыт проводился на 3-й день инкубации, но чужеродный белок, который прибавлялся в яйцо, мы брали из неинкубированных яиц. Стремясь воздействовать на самые ранние стадии развития, мы провели и опыт замены белка у неинкубированных яиц, но, за редким исключением, цыплят не получали. Зародыши или совсем не начинали развиваться, или погибали на ранних стадиях развития.

3-й день инкубации наиболее удобен потому, что к этому сроку образуется кровеносная система. В этой стадии изменяется также физическая структура белка, который становится более жидким, вследствие чего легче вытекает из яйца, и механические повреждения, наносимые эмбриону, сравнительно невелики. Кроме того, в этот период зародыш, повидимому, более устойчив по отношению к механическим воздействиям. Об этом свидетельствует то, что в наших опытах мы получили несколько цыплят из яиц, халаза которых была при замене оторвана и вытекла из яйца вместе с белком (желточная мембрана, разумеется, не была прорвана).

Чужеродный белок неинкубированных яиц ценен для опытов еще и тем, что, имея более густую консистенцию, он остается в яйце-реципиенте. В этом мы убедились на многих опытах при помощи прибавления краски (нейтрального красного, метиленового синего) в чужеродный белок. Кроме того, о том, что чужеродный белок оставался в яйце-реципиенте, мы могли судить и без окрашивания, так как цвет белка, особенно у разных видов (курица, утка), неодинаков.

Сначала при постановке эксперимента мы пользовались штативом с кольцами соответствующих размеров, в котором укрепляли яйцо. Но в дальнейшем мы обходились без штатива, удерживая яйцо левой рукой при операции. Этот прием обеспечивал быстроту в работе и одновременно позволял контролировать, остается ли чужеродный белок в яйце: мы чувствовали левой рукой, как острый полюс яйца, в который мы прибавляли белок, становился постепенно холоднее, так как белок инкубированного яйца-реципиента теплее, чем чужеродный белок, взятый из неинкубированного яйца.

При описанной манипуляции яйцо надо держать отверстием вниз. Это представляет ту выгоду, что желток, вследствие более низкого удельного веса его, перемещается в верхнюю часть яйца и, таким образом, у отверстия образуется большое пространство для иглы, что и уменьшает опасность повреждения ею желтка. Кроме того, при положении яйца отверстием вниз белок легче вытекает (при относительно естественных условиях давления внутри яйца).

II. Результаты опытов

Применяя указанную методику, мы наблюдали: 1) повышение жизнеспособности подопытных птиц, 2) изменение внешних признаков, 3) изменение сроков эмбрионального развития.

1. Повышение жизнеспособности мы усматриваем в большем приросте веса подопытных особей по сравнению с контрольными, жившими вместе с ними, в одинаковых условиях. Эта форма повышенной жизнеспособности проявлялась у кур и уток, живших не только в нашей лаборатории, но и на ферме государственного хозяйства в селе Головоуси, где мы для контроля проводили часть наших опытов.

Поскольку аналогичные результаты были описаны и другими авторами (Гашек, 1954; Машталер, 1950; Паспалев и Братанов, 1950), а также ранее опубликованы нами (Мраз и Мразова, 1953), мы не приводим в этом сообщении цифровых данных отдельных опытов и ограничиваемся лишь общим выводом: прирост веса подопытных особей (взвешивание производилось с интервалом в 3 недели) был в среднем на 8—12% выше прироста веса контрольных особей.

Другим проявлением повышенной жизнеспособности была меньшая гибель подопытных особей по сравнению с контрольными. Это различие проявлялось в условиях, неблагоприятных для жизни особей, более резко, чем в условиях благоприятных. Например, в 1952 г., когда наши цыплята жили в особенно неблагоприятных условиях, количество погибших под-



Рис. 1

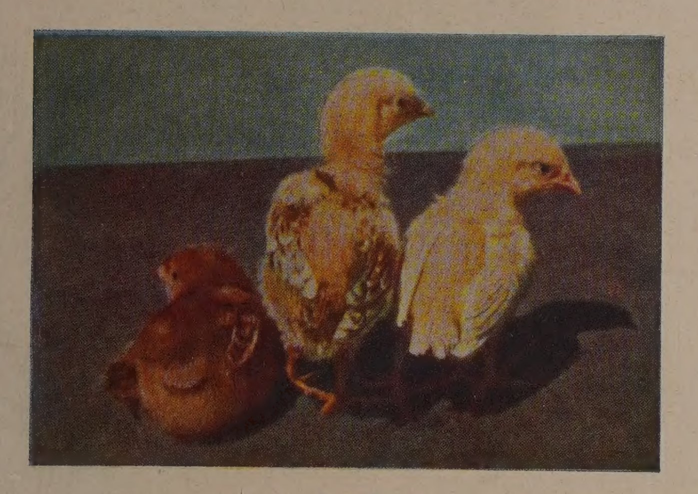
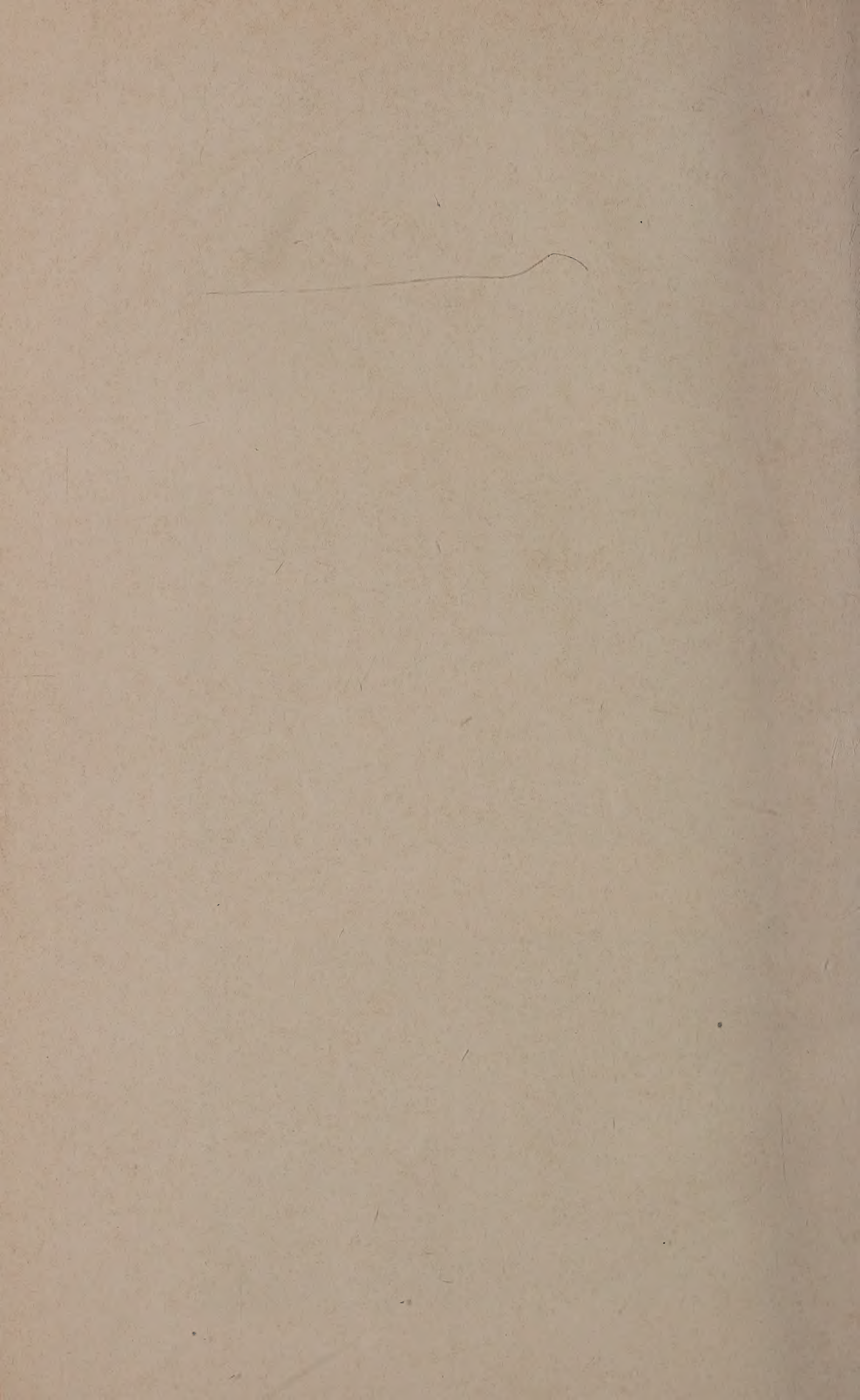


Рис. 2



Рис. 3



опытных особей было в два-три раза меньше, чем контрольных. Другие авторы также получали аналогичные результаты (Давыдов, 1950).

Нас интересовало далее, проявляется ли эта повышенная жизнеспособность еще в период эмбрионального развития. С этой целью мы изучали, в какой мере зародыш способен использовать определенное количество массы всего яйца (желтка и белка), которой он располагает во время своего эмбрионального развития. Мы считали, что показатель этого свойства зародыша выражается в соотношении между весом цыпленка в момент его выклевывания и весом всего яйца перед инкубацией. По литературным данным (Паспалев и Братанов, 1950), вес цыпленка в момент выклевывания равняется 68% веса яйца перед инкубацией. Эти данные согласуются с результатами, которые мы получили и у наших контрольных цыплят. Однако у наших подопытных особей данный показатель повысился до 73%.

Чтобы проверить правильность этого наблюдения, мы поставили второй опыт в государственном хозяйстве в Высоке Мыто. Для опыта было взято 147 яиц породы *Р*; из них было выведено 56 цыплят. Но чужеродный белок (породы *Л*) мы брали из яиц кур не того же хозяйства, а кур с фермы в селе Кветна (район Поличка). Природные и климатические условия в Кветне отличаются от условий в Высоке Мыто (например, разница в высоте над уровнем моря — 250—300 м; Высоке Мыто находится в равнине с умеренным климатом, климат в Кветне более суров). Поэтому можно в определенном смысле говорить об отдаленной гибридизации в нашем опыте. Мы получили соответствующие результаты: вес подопытных цыплят достиг в среднем 79% веса яйца перед инкубацией.

Это наблюдение надо отличать от описанного выше прироста веса в период постэмбрионального развития, ибо последнее можно объяснить большим аппетитом у подопытных цыплят, которые поглощали больше пищи, чем контрольные. В условиях же эмбрионального развития все зародыши располагают определенным количеством питательных веществ, которое нельзя изменить. Поэтому более высокий показатель веса подопытных цыплят в момент их выклевывания является результатом повышенной способности их организма перерабатывать то же определенное количество питательных веществ в бо́льшую массу своего живого тела по сравнению с контрольными цыплятами.

2. Действие чужеродного белка на тип обмена веществ эмбриона проявляется далее в изменении окраски покрова подопытных особей в сторону окраски той породы, белком которой мы пользовались при замене. Эти изменения постепенно усиливались от первой подопытной генерации к последующим. В первом поколении изменения были почти незаметны. Описывая первое поколение, мы указали, что «относительно внешних признаков мы не наблюдали пока никаких убедительных изменений. Этот фактор не противоречит мичуринскому понятию направленной изменчивости... изменения мы ожидаем во втором, в третьем и в дальнейших поколениях». Описывая второе поколение, мы, однако, могли отметить, что «у особей второй гибридной генерации проявляются уже выраженные изменения внешних признаков» (Мраз и Мразова, 1953).

В этой работе мы описываем изменения окраски у цыплят третьего гибридного поколения. На первом цветном фотоснимке (рис. 1) в середине помещен подопытный цыпленок породы *Р*, у которого часть белка была заменена белком породы *Л*. По бокам его — контрольные цыплята породы *Л* и *Р*. Подопытный цыпленок даже более похож на породу *Л*, хотя по происхождению он представляет породу *Р*. Как видно на снимке, у этого цыпленка изменилась частично также окраска клюва (более светлая), которая наследуется особенно устойчиво. Окраска этого же подопытного цыпленка бледножелтая с нежнокоричневым оттенком; только в некоторых местах, особенно на крыльях, сохранились красные пятнышки с коричневым оттенком. Этот цвет типичен для породы *Р*.

Хотя у цыплят породы *Р* окраска бывает светлее, чем у взрослых особей, эти изменения никогда не достигают такой высокой степени, как у наших подопытных цыплят. У контрольных цыплят мы таких резких изменений не получали.

В меньшей степени, но все же характерные изменения были получены у цыплят породы *Р*, в яйцах которых часть белка заменялась белком утки породы *П*. Весьма типичным признаком этих гибридов была светложелтая с бледнокоричневым оттенком окраска крыльев. Вторым признаком этих особей было изменение характера строения пухового покрова, который более походил на пуховой покров утят. Такие цыплята уже по общему



Рис. 4. Подопытная курица *Р* возраста 5,5 месяцев, получившая белок породы *Л*. На месте развернутых перьев хорошо заметно изменение окраски пухового покрова — светлой в начальной части перьев, хотя их концы сохраняют окраску, типичную для *Р*

виду резко отличались от контрольных особей. Подобные изменения мы наблюдали почти как правило.

Однако надо сказать, что описанные выше изменения окраски не остаются постоянными на всем протяжении постэмбрионального развития цыпленка; обычно они удерживаются в течение первых недель его жизни, затем постепенно ослабевают (рис. 2). Все же у вполне взрослых особей отдельные кроющие перья остаются полностью или частично белыми или бледножелтыми с коричневым оттенком (рис. 3). Эти изменения довольно часто бывают хорошо заметными также и в окраске пухового покрова (рис. 4).

Пользуясь методом полового скрещивания, другие авторы установили относительно меньшую устойчивость внешних признаков у породы *Р* в сравнении с устойчивостью породы *Л*. Такие же результаты мы получили и в наших опытах в силу того, что порода *Р* легче подвергается воздействию чужеродного белка, чем порода *Л*. Поэтому у подопытных цыплят *Л* изменения их окраски в сторону типа окраски породы *Р* (белок которой мы прибавляли в яйца *Л*) были выражены не так резко, хотя все же заметны. Например, у взрослой курицы на рис. 8 сохранилось изменение окраски в виде коричнево-красных симметрично расположенных пятен на крыльях.

Такая же картина наблюдалась у уток: типичная для уток бледножелтая окраска приобретала у подопытных особей, получивших белок породы *Р*, коричневый оттенок; влияние чужеродного белка сказывалось в наличии коричнево-красных пятен на крыльях и у взрослой утки.

Изменения морфологического характера в наших опытах касались также формы гребня и бородки подопытных кур. Типичные для породы *Р* и *Л* гребень и бородка показаны на рис. 5 и 6. У подопытных кур форма гребня и бородки приближалась к форме, типичной для той породы, белком которой мы пользовались при замене. Поэтому подопытная курица *Р* имела гребень и бородку, похожие на таковые породы *Л* (рис. 7); курица же *Л* имела гребень и бородку, походившие на таковые породы *Р*



Рис. 5. Мало развитые и для породы *Р* типичные гребень и бородка контрольной курицы *Р*



Рис. 6. Гребень и бородка контрольной курицы *Л*. Хорошее развитие их является типичным для породы *Л*

(рис. 8). У этой же курицы *Л* заметны также коричнево-красные пятна на крыльях.

Других изменений морфологического характера мы пока не приводим.

3. Влияние чужеродного белка на жизненные процессы развивающихся зародышей сказывается на изменении сроков эмбрионального развития. Удлинение или сокращение этого срока происходит соответственно периоду эмбрионального развития того вида, белком которого мы пользовались при замене. Когда прибавлялся белок утки (эмбриональное развитие у утки продолжается 28 дней) в куриное яйцо (эмбриональное развитие курицы— 21 день), то период эмбрионального развития цыпленка, вылупившегося

из такого яйца, удлинялся; в противоположном варианте опыта период эмбрионального развития укорачивался. Одновременно с подопытными мы всегда инкубировали контрольных особей, период развития которых колебался между 28 и 29 днями.

Вследствие различных причин, особенно технического характера, не позволявших поддерживать постоянные условия в инкубаторе, мы не мог-



Рис. 7. Гребень и бородка подопытной курицы *Р*. Под влиянием белка *Л* гребень и бородка значительно более развиты, чем у контрольных особей породы *Р*



Рис. 8. Гребень и бородка подопытной курицы *Л* под влиянием белка *Р* слабо развиты и похожи на таковые породы *Р*. На крыльях одновременно изменение окраски — коричнево-красные пятна

ли накопить к настоящему времени большого количества материала. Все же полученные результаты позволяют считать наши наблюдения достоверными. Часть этих результатов показана в таблице.

Пока еще нельзя делать выводов генетического характера.

Однако следует отметить, что у двух из четырех подопытных утят пе-

Сроки инкубации и их изменения у подопытных особей

Год	Колич. подопытных особей, их порода	Колич. чужеродного белка, порода	Срок инкубации	Примечание
1952	5 цыплят *Р*	8 см³ из яйца утки *П*	1 цыпленок — 21 день, 4 цыплят — 22 дня	Удлинение: 1 день
1952	13 утят *П*	9 см³ из яйца курицы *Р*	1 утенок — 28 дней, 10 утят — 27 дней, 1 утенок — 26 дней, 1 утенок — 25 дней	Сокращение: 1 день, 2 дня, 3 дня
1952	4 утенка *П*	9 см³ из яйца курицы *Л*	2 утенка—28 дней, 1 утенок —27, 1 утенок — 26 дней	Сокращение: 1 день, 2 дня
1953	8 цыплят *Р*	8 см³ из яйца утки *П*	1 цыпленок — 21 день, 3 цыплят — 22 дня, 4 цыплят — 23 дня	Удлинение: 1 день, 2 дня

риод инкубации сократился до 27 дней, у двух других — до 26 дней. Эти утята происходили от подопытных уток, в яйца которых не прибавлялось чужеродного белка. Поэтому можно полагать, что изменения, полученные вегетативным путем, наследуются.

Из сказанного вытекает, что наши подопытные особи представляют собою организмы с расшатанным типом наследственности. В период индивидуального развития после вылупления эти особи возвращаются в большей степени к родительскому типу, хотя некоторые новые признаки и остаются постоянными. На эти в генетическом смысле чувствительные пластические организмы нам приходится воздействовать в последующих поколениях и искать новых методов влияния на них в период постэмбрионального развития.

III. Обсуждение полученных результатов

На основании описанных выше наблюдений можно считать, что чужеродный белок не является в яйце-реципиенте пассивным питательным материалом, а влияет на жизненные процессы эмбриона, принимая в них активное участие и воздействуя на тип обмена веществ развивающегося зародыша в соответствующем направлении. Характер этого воздействия проявляется по трем описанным выше направлениям. Мы полагаем, что отрицать связи между описанными изменениями и присутствием чужеродного белка нельзя, особенно потому, что полученные изменения всегда соответствуют свойствам породы, из яиц которой брался белок.

В нашем методе полностью отсутствует объединение хромосомных наборов половых клеток двух пород (видов), взятых для опыта. Полученные нами результаты в корне противоречат хромосомной теории наследственности и вместе с тем вполне соответствуют принципам мичуринской генетики. Полученные нами результаты в основном аналогичны результатам в опытах полового скрещивания. Вспомним, например, недавно опубликованные опыты Кушнера («Агробиология», № 4, 1954, стр. 86—91) с половым скрещиванием чистопородных особей, когда он получил результаты, аналогичные описываемым нами (в части, касающейся повышенной жизнеспособности). Кушнер также наблюдал повышенный прирост веса, меньшую гибель подопытных особей и т. д. В наших опытах на животных подтверждаются выводы И. В. Мичурина, сделанные им на основе опытов с растениями методом прививок — типичным методом вегетативной гибридизации. И. В. Мичурин писал, что «почти постоянно наблюдаются

явления изменения в строении соединенных частей с доминирующим уклонением в сторону одной из двух соединенных форм... Это, в сущности, непреложный закон, не только вполне аналогичный с явлениями при половом соединении различных форм растений, но в некоторых случаях даже более неизмененный, чем в них» (Соч., 1939, т. 1, стр. 274).

Значение различных методов вегетативной гибридизации особенно возрастает в связи с тем, что, в отличие от полового скрещивания, вегетативная гибридизация позволяет соединять организмы разных видов и даже родов (что невозможно при половом скрещивании), т. е. форм, филогенетически и биологически отдаленных одна от другой. Исходя из учения И. В. Мичурина о значении отдаленной гибридизации, можно считать, что методы вегетативной гибридизации представляют действенное средство в руках человека.

Выводы

1. На 3-й день инкубации мы заменяли часть белка яиц одной породы домашних птиц белком другой породы или другого вида (курица, утка). Особи в таких условиях проявляли повышенную жизнеспособность в период их эмбрионального и постэмбрионального развития (более высокий прирост веса; меньшее количество погибших особей; более высокий вес цыплят в момент их выклевывания по сравнению с весом всего яйца перед инкубацией).

2. В третьем подопытном поколении цыплят мы наблюдали резкие изменения окраски покрова и изменения формы гребня и бородки.

3. Влияние чужеродного белка проявлялось также в изменении сроков эмбрионального развития подопытных особей.

Литература

Боголюбский С. Н., 1949. Методика для замены жидкой фракции белка инкубируемого яйца на ту же фракцию, изъятую из яйца другой породы или вида, Тр. Пушкинск. н.-иссл. лабор. разведения с.-х. животных, 2.

Кушнер Х. Ф., 1954. Повышение продуктивности кур в результате межпородного скрещивания, Агробиология, № 4.

Машталер Г. А. 1950. Влияние чужеродного яичного белка на развитие птицы. ДАН СССР, т. 71, № 3.

Мичурин И. В., 1939. Сочинения, т. I, Сельхозгиз, М.

Паспалев Г. В., Братанов Ц. К., 1950. Влияние на някои фактори върху онаследяване на белези при птиците, Изв. на биол. инст., Болг. Акад. на Науките, т. 1.

Davidov I. G., 1950. Mičurinská nauka o vypěstování nových druhů zvířat, Praha.

Hašek M., 1953. Vegetativní hybridisace u živočichů, Praha.

Mráz J., Mrázová J., 1953. Vegetativní hybridisace u drůbeže, Sborník prací VLA, 1.

Romanoff A. L., Romanoff A. J., 1949. The Avian Egg, New-York.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

ПОЧВЕННАЯ ФАУНА В РАЗЛИЧНЫХ ТИПАХ ЛЕСА БЕЛОРУССКОГО ПОЛЕСЬЯ

Л. А. ЗИНОВЬЁВА

Кафедра энтомологии Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Одним из компонентов сложного лесного сообщества является почвенная фауна, зависящая от других элементов этого сообщества и в свою очередь влияющая на них. Почвенная фауна играет как отрицательную, так и положительную роль в жизни лесного сообщества. Кроме того, некоторые ее представители могут служить хорошими индикаторами отдельных типов леса, а ее состав в целом может характеризовать условия мест произрастания лесных сообществ.

Затронутые вопросы мало освещены в специальной литературе, а лесная почвенная фауна в Белорусской ССР не изучалась совершенно. Это послужило поводом для организации специальных исследований почвенной мезофауны, проводившихся энтомологической группой Института леса АН БССР под руководством А. И. Воронцова.

В 1948 г. работы велись в районах Полесской низменности; краткие результаты их нами опубликованы (Воронцов и Зиновьева, 1951). В 1949 г. исследования были сосредоточены на территории Негорельского лесхоза Минской области. Результаты их являются предметом настоящей статьи.

Материал и методика

Для учета немикроскопических представителей почвенной фауны брались пробы размером 25 × 25 см и 1 × 1 м на глубину 40 см. Пробы приурочивались к выбранным заранее основным шести типам леса и распределялись равномерно, с учетом микроусловий каждого участка.

На одном и том же участке каждого типа леса пробы брались в трех повторностях — в июне, июле и сентябре, каждый месяц от 12 до 40 проб. Всего было взято 653 пробы.

Почва выбиралась послойно. Разборка почвенных проб проводилась на месте работ вручную.

Определение материала выполнено автором на кафедре энтомологии Московского университета при консультации Е. С. Смирнова и М. С. Гилярова.

Характеристика места работы и типов леса, где проводились исследования

Негорельский лесхоз расположен среди обширной моренной равнины, характеризующейся ледниковым широковолнистым рельефом. Коренные горные породы представлены девонскими, юрскими, меловыми и третичными отложениями, покрытыми мощным чехлом четвертичных моренных безвалунных песчаных и супесчаных, реже суглинистых, отложений. Преобладают дерново-подзолистые почвы различной степени оподзоленности и легкого механического состава. Грунтовые воды залегают неглубоко и отличаются повышенной жесткостью.

Негорельский лесхоз характеризуется умеренно холодным климатом; средняя температура года 5,6°, среднее количество годовых осадков 613 мм, причем преобладающее количество их выпадает в теплый периода года.

Лесхоз расположен в центральном елово-широколиственном лесорастительном районе БССР; в нем выгодно сочетается рост трех основных лесообразующих древесных пород — сосны, ели и дуба, что создает большое разнообразие типов леса.

Характеристика участков главнейших типов леса, в которых производились исследования почвенной фауны, дается в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика типов леса, в которых проводилось исследование почвенной фауны

№ п/п	Тип леса	Положение и рельеф	Почва	Состав древостоя*	Бонитет	Возраст	Подлесок	Травяной покров	Моховой покров
1	Сосняк-брусничник	Плато, слабоволнистый	Среднеподзолистая песчаная, свежая. Грунтовые воды на 2—3 м	10 С, во II ярусе Е	II	60	Слабо развит; можжевельник	Брусника, черника, вереск	Сплошной; мох Шребера, многоэтажный, страусово перо, двурогий
2	Ельник-зеленомошник	Плато	Подзолистая, супесчаная	10 Е, Б	I	60	Можжевельник	Черника, брусника, вереск	Мхи страусово перо, многоэтажный, двурогий, Шребера
3	Сосняк дубняковый	Плато	Подзолистый суглинок	6 С, 1 Е, 1 Д, 1 О, 1 Б, во II ярусе клен, липа, ильм	Ia	70	Густой; лещина, рябина	Майник, кислица, зеленчук, копытень, сныть, звездчатка и др.	Отсутствует
4	Дубняк ясеневый	Плато	Слабо оподзоленные суглинки, влажные	5 Д, 3 Я, 2 О, Б	I	30	Лещина, крушина ломкая, козья ива	Майник, сныть, печеночник, ясменник, гравилат, папоротники женский и мужской	Отсутствует
5	Ельник-кисличник	Плато и склоны	Подзолистая, супесчаная	10 Е, Б	I	80	Лещина, бересклет	Кислица, майник, аюга, ожига, седмичник,	Мох Шребера, многоэтажный
6	Ольшаник таволговый	Понижение с выраженным микрорельефом	Иловато-глеевая, мокрая	8 Ол, 1 Б, 1 Я	I	50	Черная смородина, черемуха, крушина, малина	Таволга, крапива, недотрога, вербейник, селезеночник, гравилат, осоки	Лиственные мхи

* С — сосна, Е — ель, Б — береза, Д — дуб, О — осина, Я — ясень, Ол — ольха.

Распределение отдельных групп почвенной фауны по типам леса

Для каждого сформировавшегося лесного насаждения оказалась характерной определенная средняя численность обитателей почвы. В табл. 2 приведено среднее количество учтенных особей почвенных жи-

вотных из мезофауны, по размерной классификации М. С. Гилярова (1941), на 1 м² в исследованных типах леса.

Из табл. 2 видно, что в типах леса, характеризующихся большим увлажнением и плодородием почвы, разнообразным травяным покровом и сложным древостоем, преимущественно лиственных пород (дубняк ясеневый, сосняк дубняковый, ольшаник таволговый), почвенное население многочисленнее, чем в лесах, характеризующихся противоположными условиями произрастания (сосняк-брусничник, ельник-зеленомошник). Типы леса, занимающие по лесорастительным условиям промежуточное место, то же место занимают и по количеству почвенной фауны (ельник-кисличник).

Таблица 2

Средняя численность населения в разных типах леса

Тип леса	Средн. колич. особей на 1 м²
Сосняк брусничниковый	153
Сосняк дубняковый	216
Дубняк ясеневый	232
Ельник-кисличник	193
Ельник-зеленомошник	137
Ольшаник таволговый	395

Хотя мы не взвешивали животных из проб, очевидно, и вес почвенной фауны в более увлажненных и богатых типах леса больше, так как в них преобладают сравнительно более крупные организмы. Например, ольшаник таволговый имеет наиболее многочисленное почвенное население, состоящее из крупных беспозвоночных — дождевых червей и крупных личинок. В сухих же борах преобладают меньшие по размерам обитатели: слоники, щелкуны, мухи, а дождевые черви составляют 3—4% общей массы. К таким же выводам пришел в своих исследованиях В. Я. Шиперович (1937).

В типах леса, сходных по лесорастительным условиям, численность почвенных животных почти одинакова: например, в сосняке-брусничнике — 153 особи на 1 м², в ельнике-зеленомошнике — 137. Сходен в них и групповой состав почвенной фауны (табл. 3).

Таблица 3

Соотношение различных групп почвенной мезофауны по типам леса (в % от общего числа)

Группы мезофауны	Ельник-зеленомошник	Сосняк-брусничник	Сосняк дубняковый	Ельник-кисличник	Дубняк ясеневый	Ольшаник таволговый
Дождевые черви	3,5	4,4	47,6	31,0	46,5	71,7
Многоножки	4,6	7,5	8,7	4,0	26,0	1,0
Щелкуны	28,5	35,0	10,7	17,0	4,8	2,0
Двукрылые	24,2	7,7	2,3	14,0	4,4	20,2
Слоники	22,0	28,1	24,3	18,0	12,2	—
Пилильщики	13,5	14,6	0,5	3,0	—	—
Прочие	3,7	2,7	5,9	13,0	6,1	5,1

В резко различающихся между собой лесорастительных условиях численность почвенных животных значительно колеблется. Так, в ольшанике таволговом на 1 м² в три раза больше особей, чем в ельнике-зеленомошнике, и в 2,5 раза больше, чем в сосняке-брусничнике (табл. 2).

При анализе общей численности беспозвоночных для каждого типа леса бросается в глаза большая амплитуда колебания по отдельным пробам (табл. 4.).

Таблица 4

Изменчивость численности населения в разных типах леса

Тип леса	Число особей на 1 м²	
	мин.	макс.
Сосняк брусничниковый	16	672
Сосняк дубняковый	64	592
Дубняк ясеневый	16	544
Ельник-зеленомошник	16	336
Ельник-кисличник	48	400
Березняк-кисличник	16	368
Ольшаник таволговый	272	448

Такое неравномерное распределение фауны зависит от наличия в каждом лесном насаждении различных микроклиматических условий, создаваемых микрорельефом (западины, кочки, холмики), подлеском, вторым ярусом и т. д. При более однородных условиях в насаждении распределение фауны равномернее, но состав ее беднее; так, например, в ольшанике таволговом вся фауна состоит из дождевых червей и Tipulidae, а встречаемость их равна 100 ± 5,0%.

В разных лесорастительных условиях численное соотношение отдельных групп животных неодинаково. Из табл. 3 видно, что в увлажненных типах леса, характеризующихся почвенным плодородием, дождевые черви составляют 40—70% общего числа обитателей почвы, а среднее количество их и встречаемость выше, чем в борах (табл. 5).

Таблица 5

Численность дождевых червей в разных типах леса

Тип леса	Глубина горизонта A_1 в см	Среднее число особей на 1 м²	Встречаемость в пробах в %
Сосняк дубняковый	7	110,0	91±3,49
Дубняк ясеневый	13	124,8	86±5,77
Ольшаник таволговый	9	283,0	100±5,0
Сосняк-брусничник	2	49,6	14±3,96
Ельник-зеленомошник	3—4	20,8	23±6,49

Для дождевых червей не менее важным фактором, чем влажность, является наличие в почве и на ее поверхности органического вещества — гумуса, лесной подстилки. Там, где мощнее горизонт A_1 (перегнойно-аккумулятивный горизонт), больше и дождевых червей.

Эти данные подтверждают вывод А. И. Зражевского (1950) о том, что на распространение дождевых червей влияет количество и качество пищи. От характера пищи зависит интенсивность их жизнедеятельности. В опытах, им поставленных, интенсивность жизни червей возрастала при питании листьями клена и дуба. Именно эту пищу находят себе черви в дубняке ясеневом и сосняке дубняковом. Обилие червей в ольшанике таволговом, кроме наличия подходящей пищи, связано еще и с более высокой влажностью. Больше всего дождевых червей там, где имеется постоянная более или менее значительная влажность и достаточное количество доступных им органических веществ (Малевич, 1950).

Многоножки в условиях Белоруссии обитают не только в мшистых и лишайниковых борах, как на это указывал В. Я. Шиперович (1939) для других, более северных районов Союза. Они встречаются во всех типах

леса, но в разных количествах, и отдельные группы многоножек предпочитают определенные типы леса. В сухих борах преобладают хищные формы Lithobius, Geophilus и лишь изредка Julidae. Встречаемость для Lithobius равна 30 ± 4,5%, для Julidae — лишь 0,91 ± 0,93%. В дубняке ясеневом, где имеется большой отпад органического вещества, преобладают сапрофаги Julidae; встречаемость для них в этих условиях равна 97 ± 2,8%, а для Lithobius — 17 ± 6,21%. Общая численность многоножек повышается в насаждениях с примесью лиственных пород по сравнению с таковой в сухих борах: в сосняке-брусничнике многоножки составляют 7,5% общего количества почвенных животных, в сосняке дубняковом — 8,7%, в дубняке ясеневом — 26%.

Распределение личинок двукрылых приведено в табл. 6.

Таблица 6

Численность личинок двукрылых в разных типах леса

Семейство двукрылых	Сосняк-брусничник		Сосняк дубняковый		Дубняк ясеневый		Ельник-зеленомошник		Ельник-кисличник		Ольшаник таволговый	
	А*	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Asilidae	27,2	37	16,0	9	—	—	49,0	63	22,0	22	—	—
Tabanidae	16,0	0,9	16,0	1	24,0	11	—	—	16,0	4	—	—
Therevidae	16,0	2	—	—	—	—	16,0	2,5	—	—	—	—
Tipulidae	16,0	0,9	16,0	1	—	—	—	—	32,0	17	80,0	100
Rhagionidae	—	—	16,0	3	—	—	—	—	16,0	4	—	—

* А — количество личинок на 1 м², Б — встречаемость в %.

В Предполесье личинки ктырей (Asilidae) сосредоточиваются в сухих типах леса, в супесчаных и песчаных почвах (табл. 6), где их плотность и встречаемость выше (сосняк-брусничник и ельник-зеленомошник). Отсутствуют личинки ктырей в дубняке ясеневом, где почва хотя и легкосуглинистая, но задернена, и в ольшанике таволговом, где влажность почвы слишком высока. На юге Полесья они распространены шире и заселяют разнообразные типы леса.

Личинки Therevidae нами обнаружены также только в сухих борах, в хорошо прогреваемых песчаных почвах. О личинках Tipulidae уже говорилось выше.

Видовой состав щелкунов и количественное соотношение отдельных видов для каждого типа леса приводится в табл. 7. Всего было обнаружено 16 видов, 13 из которых отмечено нами для лесных почв южного Полесья (Воронцов и Зиновьева, 1951), а пять видов приводятся А. Ф. Кипенварлиц (1953) для торфяников БССР.

Личинки щелкунов имеют значительный удельный вес в почвах большинства обследованных типов леса. Так, в сосняке-брусничнике они составляют 35% всей мезофауны почвы, в ельнике-зеленомошнике—28,5% и т. д. Только в ольшанике таволговом они составляют всего 2%.

Из табл. 7 видно, что видовой состав личинок щелкунов богаче в чистых хвойных лесах, в насаждениях же с примесью лиственных пород число видов и количество особей на 1 м² уменьшаются. Так, в сходных по экологическим условиям сосняке-брусничнике и ельнике-зеленомошнике встречается девять видов щелкунов, восемь из которых общие.

В сосняке дубняковом обнаружено пять видов, из которых только два встречаются в упомянутых выше типах леса. Коэффициент общности видов щелкунов для дубняка ясеневого и сосняка дубнякового равен 54,5%; для сосняка-брусничника и ельника-зеленомошника — 70,4%. При срав-

Таблица 7

Видовой состав щелкунов по типам леса
(в % от всего количества личинок)

Виды щелкунов	Сосняк-брусничник	Ельник-зеленомошник	Ельник-кисличник	Сосняк дубняковый	Дубняк ясеневый	Ольшаник таволговый
Athous subfuscus Müll.	44,2	25,2	77,0	20,8	—	100
A. haemorrhoidalis F.	12,8	9,0	—	3,3	16,0	—
A. niger L.	—	—	—	—	Единично	—
Dolopius marginatus L.	19,0	22,0	23,0	57,1	36,0	—
Melanotus rufipes Hbst.	2,1	2,0	—	—	—	—
Selatosomus aeneus L.	2,4	4,0	—	—	—	—
Prosternon tesselatum L.	5,4	8,0	—	—	—	—
Corymbites sjaelandicus Müll.	—	—	—	1,1	8,0	—
Selatosomus nigricornis Panz.	12,2	18,8	—	—	—	—
Sericus brunneus L.	—	4,0	—	—	—	—
Limonius aeruginosus Ol.	—	—	—	—	7,0	—
Elater sanguinolentus Schr.	—	—	—	—	7,0	—
E. balteatus L.	0,3	—	—	—	—	—
Denticollis linearis L.	—	2,2	—	—	—	—
Agriotes aterrimus L.	—	—	—	—	4,0	—
Selatosomus latus F.	0,9	7,0	—	—	—	—

нении же сосняка-брусничника и дубняка ясеневого оказывается, что коэффициент общности их равен всего 36%.

Наиболее распространены щелкуны Athous subfuscus Müll. и Dolopius marginatus L. Это типичные лесные виды, встречающиеся почти во всех типах леса. A. subfuscus Müll. в ряде типов леса составляет 25—40% общего числа проволочников, в ельнике-кисличнике —77%, а в ольшанике — 100%.

Вид этот тесно связан с елью, корешками которой питаются личинки, а побеги обгрызают взрослые жуки. В ольшанике таволговом он встречается на кочках под всходами ели. Другие виды проволочников в этом типе леса отсутствуют вовсе.

Athous haemorrhoidalis F. широко распространен в лесной и лесостепной зонах; М. М. Алейникова находила его личинок в дубняке липовом при раскопках в Татарской АССР; В. М. Березина (1952) указывает, что в Каменной степи A. haemorrhoidalis F. может быть назван типичным влаголюбивым видом; А. Ф. Кипенварлиц (1953) приводит его в списке щелкунов, найденных на осушенных торфяниках Минской области. М. С. Гиляров (1949) пишет, что на кислых суглинистых почвах в березово-осиновом лесу под Москвой A. haemorrhoidalis F. составляет 80% общего числа щелкунов. Мы находили его в разнообразных лесорастительных условиях, причем на песках и суглинистых почвах почти в одинаковом соотношении, но всегда при высокой сомкнутости полога, что подтверждает его тенелюбивость.

Corymbites sjaelandicus Müll. является в БССР обитателем торфянистых почв (Гиляров, 1949; Кипенварлиц, 1953). Нами он был обнаружен в трех типах леса на минеральных суглинистых тяжелых почвах, темноцветных, заболоченных почвах и в южном Полесье в березово-ольховых зарослях по заболоченным лугам, где другие виды щелкунов не обнаружены (Воронцов и Зиновьева, 1951).

Prosternon tesselatum L. приводится М. М. Алейниковой (1953) для Татарской АССР как типично лесной вид, составляющий 25% всех щелкунов в типе леса осинник кленовый. В БССР он также тяготеет к естественным лесам с господством лиственных пород, на суглинистых

почвах. Характерно, что его присутствие в хвойных насаждениях всегда связано с наличием осины, под пологом групп которой он численно доминирует во всех типах леса, где был обнаружен.

Selatosomus latus F., как вид сухо-теплолюбивый (Березина, 1952), преобладает в сосняке-брусничнике, однако его большая пластичность (Гиляров, 1949) способствует его проникновению в более влажные условия даже ельника-зеленомошника, где он заселяет преимущественно освещенные места.

Типичными обитателями сухих хвойных лесов являются Melanotus rufipes Hbst. и Selatosomus nigricornis Panz. Однако эти виды хорошо

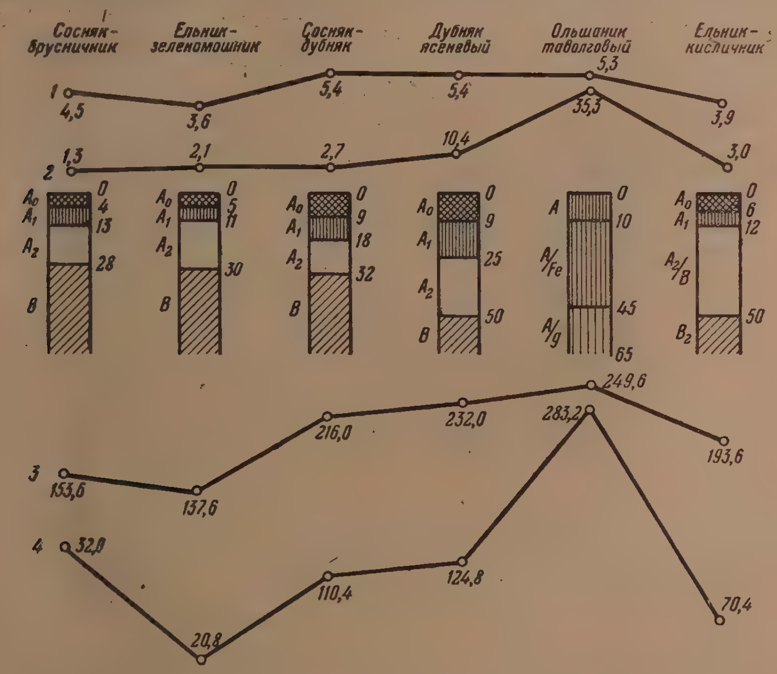


Рис. 1. Взаимосвязь основных типов леса, почв и почвенной мезофауны в лесах БССР (по данным 1949 г.)

1 — pH, *2* — гумус, *3* — число беспозвоночных на 1 м², *4* — число дождевых червей на 1 м²

мирятся с незначительной освещенностью и влажностью приземного слоя воздуха, в то время как Sericus brunneus L. обитает только в сосняке-брусничнике. Интересно отметить, что Elater sanguinolentus Schr., который, по мнению А. Ф. Кипенварлиц (1953), является для БССР крайне редким видом, обнаружен нами в типах леса с примесью ясеня. То же можно сказать о Limonius aeruginosus Ol.

Сравнивая фауну щелкунов в Минской области и в южном Полесье (Воронцов и Зиновьева, 1951), можно сделать вывод, что южные формы, широко распространенные в Полесье, в более северных условиях тяготеют к насаждениям с примесью широколиственных пород — дуба и особенно ясеня, что отмечалось Воронцовым (1940) и для стволовых вредителей.

Разнообразие видового состава щелкунов в бедных лесорастительных условиях сосняка-брусничника объясняется широким распространением этого типа леса в БССР и его экологическими особенностями (Сахаров, 1948). Особенное влияние на концентрацию щелкунов оказывают группы ели, как это показано ниже.

Общая картина взаимосвязи между древесной растительностью, характером почвы и почвенной фауной иллюстрируется рис. 1.

Влияние ели на распределение почвенной фауны в сосняке-брусничнике

В районе исследований основным типом леса является сосняк-брусничник, поэтому в нем было взято наибольшее число проб. Для этого типа леса в Белоруссии характерно присутствие ели во втором ярусе. М. И. Сахаров (1948) в своих исследованиях показал, что каждый ярус леса играет климатогенную роль, так что все подпологовое пространство распадается на ряд ярусов, различных по климатическому режиму. Растительные ярусы влияют на освещенность поверхности почвы, на распределение осадков в насаждении, на распределение фауны (табл. 8).

Специальных исследований влияния растительных ярусов на состав энтомофауны до сих пор не производилось. М. И. Сахаров и Н. М. Сахарова (1951) указывают лишь общие цифры обнаруженных ими органических элементов (в том числе животных) в лесной подстилке под елями.

Таблица 8

Численность почвенной мезофауны под елями в сосняке-брусничнике

Характер произрастания	Число особей на 1 м²
Группа верхнего яруса	190,4
„ нижнего „	179,2
Одиночная ель верхнего яруса	152,0
„ „ нижнего „	168,2
Под соснами без елей	81,6

При анализе почвенной фауны в этом типе леса была отмечена крайняя неравномерность ее распределения (см. выше). Для выяснения причин этого мы провели изучение влияния групп ели и отдельно стоящих елей на размещение почвенной фауны в сосняке-брусничнике. Взято было четыре варианта: одиночно стоящая ель нижнего яруса (высота 7 м), одиночно стоящая ель верхнего яруса, группа елей (3 шт.) нижнего яруса (высота 7 м), группа елей (3 шт.) верхнего яруса; пятым вариантом служил контроль— пробы, взятые под пологом обследованного леса вне влияния ели.

Известно, что ель создает свой фитоклимат (Сахаров и Сахарова, 1951), ослабляя приток лучистой энергии: например, в сосняке-брусничнике с елью во II ярусе при сомкнутости полога 0,6 — более чем в три раза по сравнению с основным типом. Ель, обладая густой и широкой кроной, часто доходящей до земли, уменьшает освещенность под кронами по сравнению с открытым местом до 4,2—0,9%. Под елью нет ветра, что уменьшает испарение с поверхности почвы. Лесная подстилка здесь толще, чем вне полога ели. По данным М. И. Сахарова и Н. М. Сахаровой (1951), лесная подстилка в столетнем сосняке-брусничнике под елью весила 3377 г (на 1 м²), а вне полога ели — 2107 г. В березняке лещино-кисличниковом разница в весе подстилки еще резче: под елью вес 1593 г (на м²), а вне полога ели — лишь 646 г. Почвы под елями более кислые, изобилующие грибными гифами. Под елью создается особый температурный режим — ель охраняет почву от перегрева и от переохлаждения. На рис. 2 приведен ход температуры 11 июня под елью и вне полога ели. Из рисунка видно, что температура поверхности почвы вне полога ели выше на 7°, чем под елью. Под елью температура почвы изменяется в течение дня незначительно — на 0,2 — 0,5°, а на глубине 20 см остается постоянной. В то же время вне полога ели изменение температуры в течение дня происходит на всех глубинах. Следовательно, почва под елью более холодная и более влажная. Под низко опущенной кроной ели отсутствует моховой и травяной покров.

Указанные выше особенности микроклимата под елью благоприятствуют откладке яиц и дальнейшему развитию многих представителей почвенной фауны, что приводит к концентрации последней здесь.

Из табл. 8 видно, что наиболее обильно почвенное население под группой елей верхнего яруса и наименее — под одиночной елью верхнего яруса.

Особенно часто встречаются под елью дождевые черви [1], слоники, щелкуны. Концентрация под елью щелкунов объясняется тем, что последние очень чувствительны к высыханию (Бобинская и Принц, 1937; Гиляров, 1949). При дефиците влаги самки Agriotes, например, прекращают яйцекладку (Гиляров, 1949).

На поведение жуков-щелкунов влияет степень освещенности (Григорьева, 1941); они избегают яркого освещения, а под кронами елей освещенность составляет всего 4,2—0,9%. М. С. Гиляров (1949) указывает, что щелкуны концентрируются там, где в наиболее жаркие часы температура приземного слоя минимальна, а влажность максимальна, т. е. колебания температуры и влажности сглажены, что также наблюдается под елями.

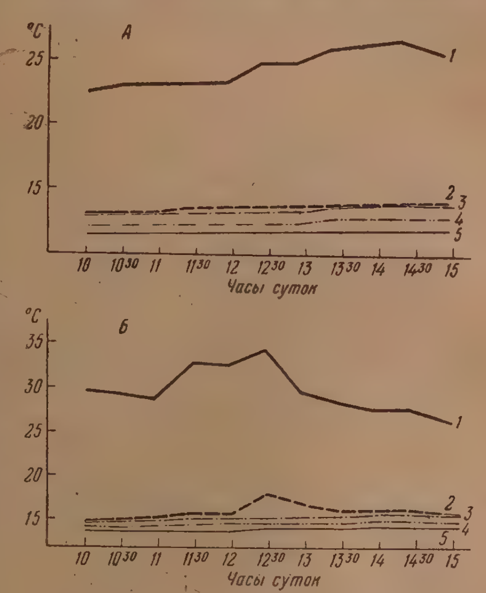


Рис. 2. Суточные изменения температуры почвы в сосняке-брусничнике (11 июня 1949 г.)

А — под группой елей, *Б* — вне полога елей; *1* — на поверхности почвы, *2* — на глубине 5 см, *3* — на глубине 10 см, *4* — на глубине 15 см, *5* — на глубине 20 см

Таким образом, ель в сосняке-брусничнике создает свой микроклимат, благоприятный для концентрации почвенной фауны, которая в свою очередь оказывает влияние на почвообразовательный процесс. Под кронами елей идут энергичнее и микробиологические процессы в почве, создающие условия для успешного произрастания ели и способствующие вытеснению ею сосны при длительной смене древесных пород.

Выводы

1. Каждый тип леса характеризуется определенной численностью и видовым составом почвенной фауны. С увеличением влажности и плодородия почвы в сложных типах леса повышается средняя численность почвенных животных на 1 м^2.

2. В увлажненных и богатых типах леса преобладают более крупные почвенные беспозвоночные, учитываемые при раскопках, чем в сухих борах.

3. В типах леса, сходных по лесорастительным условиям, почвенная фауна близка по видовому составу и средней численности (например, в сосняке-брусничнике и ельнике-зеленомошнике).

4. В разных типах леса численное соотношение отдельных групп животных варьирует. Так, например, в сложных типах леса дождевые черви составляют 40—70% общей массы почвенных животных, а в сухих борах лишь 3—4%.

---

[1] Для суждения о влиянии ели на численность дождевых червей глубина взятия проб была недостаточной; в открытых местах, где черви раскопками не были обнаружены, они, возможно, в период работы находились глубже 40 см.

5. Наблюдается крайняя неравномерность в распределении почвенной фауны в пределах одного типа леса. Это зависит от микроусловий и специфики каждого типа.

6. При исследовании распределения почвенной фауны в сосняке-брусничнике под группами и одиночными елями и вне влияния ели установлено, что под елью концентрируются почвенные беспозвоночные, особенно личинки щелкунов, слоников и дождевые черви.

Литература

Алейникова М. М., 1953. Пути формирования энтомофауны полезащитных насаждений в Татарской АССР и защита их от вредителей, Уч. зап. Казанск. гос. ун-та им. В. И. Ульянова-Ленина, т. 113, кн. 1.

Березина В. М., 1952. Изменения в составе и численности вредной почвенной энтомофауны под влиянием преобразования природы Каменной степи, Энтомол. обозр., т. XXXII.

Бобинская С. Г. и Принц Я. И., 1937. Влияние влажности почвы на передвижение и питание проволочников, Итоги н.-иссл. работ ВИЗР за 1936 г., ч. 1.

Вайнштейн Б. А. и Тремль А. Г., 1948. Почвенная энтомофауна полезащитных полос и межполосных полей, Науч. отчет за 1946 г. УкрНИИ агролесомелиорации и лесн. хоз-ва.

Волгин В. И., 1937. Видовой состав проволочников Смоленского района и распределение их по полям севооборота в связи с почвенными условиями, Итоги н.-иссл. работ ВИЗР за 1936 г., ч. 1.

Воронцов А. И., 1940. К вопросу о связи энтомофауны с типами леса, Тр. Брянск. лесн. ин-та, т. II—III.

Воронцов А. И. и Зиновьева Л. А., 1951. К характеристике фауны беспозвоночных лесных почв Полесской низменности, Тр. Ин-та леса АН БССР, т. 1.

Гиляров М. С., 1941. Методы количественного учета почвенной фауны, Почвоведение, № 4.— 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых, Изд-во АН СССР.

Григорьева Т. Г., 1941. Перспективы приманочного метода борьбы с щелкунами, Вестн. защиты раст., № 2.

Зражевский А. И., 1950. Характер распространения дождевых червей в лесной почве, Тезисы докл. II Экол. конференции, Киев.

Кипенварлиц А. Ф., 1953. Об изменении почвенной фауны болот под влиянием мелиорации, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 3.

Малевич И. И., 1950. Собирание и изучение дождевых червей почвообразователей, Изд-во АН СССР.

Сахаров М. И., 1948. О влиянии отдельных ярусов лесных ценозов на радиацию и освещенность, ДАН СССР, т. LXII, № 5.

Сахаров М. И. и Сахарова Н. М., 1951. О влиянии ели на почву в лесу, Почвоведение, № 6.

Шиперович В. Я., 1937. Почвенная фауна в различных типах леса, Зоол. журн., т. XVI, вып. 2.— 1939. Фауна почв и древостоя в различных типах леса заповедника «Бузулукский бор», там же, т. XVIII, вып. 2.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

К ВОПРОСУ О ФОРМИРОВАНИИ БЕНТОСА В КРУПНЫХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ (НА ПРИМЕРЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА)

Ф. Д. МОРДУХАЙ-БОЛТОВСКОЙ

Научно-исследовательская биологическая станция «Борок» АН СССР

В настоящее время на различных реках нашей страны существует уже несколько десятков водохранилищ, среди которых есть несколько крупных водоемов, площадью в десятки и сотни тысяч гектаров. Наиболее обширны Рыбинское и Цимлянское водохранилища; в ближайшие годы возникнет еще несколько водохранилищ такого же масштаба на Волге и на Днепре. Крупные водохранилища-«моря» представляют наибольший интерес с народнохозяйственной, в том числе и рыбохозяйственной, точки зрения, и поэтому очень важен вопрос о формировании в них фауны, в частности бентоса, как кормовой базы важных промысловых рыб. При проектировании разных рыбохозяйственных мероприятий широко применяется составление прогнозов состояния (состава и количества) планктона и бентоса сооружаемых водохранилищ. Эти данные используются затем в качестве основания для прогнозов по рыбопродукции этих водоемов.

Прогнозы составлялись и составляются для того периода существования водохранилища, когда его биологический режим можно считать уже сформировавшимся. Некоторые авторы полагали, что для этого «созревания» требуется не менее 10—15 лет. В первые годы после возникновения водохранилище переживает бурный первоначальный период, в течение которого происходит его заселение фауной. По окончании этого начального периода в водохранилище складываются определенные биоценозы, связанные с характерными для него условиями среды. Их формирование обычно представляется как сравнительно медленный процесс постепенного обогащения фауны отдельными видами до состояния большей или меньшей насыщенности, свойственной постоянным водоемам. Для того чтобы представить себе состав будущих донных биоценозов, обычно исходят, во-первых, из того, что большая часть дна водохранилища ко времени его сформирования будет покрыта илом, а во-вторых, из того, что биоценозы водоема будут сходны с теми, которые населяют слабопроточные или даже стоячие водоемы той речной системы, на которой строится водохранилище. Таким образом, наиболее распространенными должны быть пелофильные биоценозы примерно такого типа, как существующие в затонах реки, отчасти в пойменных водоемах.

В. И. Жадин (1940), впервые четко сформулировавший принципы прогнозирования разных сторон биологии водохранилищ, считает, что для пело- и пелореофильных биоценозов, которые будут преобладать в водохранилищах, аналогами по составу и биомассе являются биоценозы заиленных участков русла, рукавов и затонов реки, питающей водохранилище.

Примерно таковы же суждения и других авторов, занимающихся прогнозами гидробиологического режима водохранилищ.

Приведем некоторые конкретные прогнозы бентоса применительно к равнинным водохранилищам средней полосы СССР.

В 1940 г. для строившегося тогда Рыбинского водохранилища Тихий и Викторов (1940) привели прогнозы ВНИОРХ, по которым через 12 лет после возникновения водохранилища, при заилении его дна слоем около 4 см, биомасса бентоса в четырех основных плёсах водохранилища должна была составить от 19,5 до 47,0 г/м²; для Центрального плёса предполагалось 33,3 г/м².

Для этого же водохранилища Д. А. Ласточкин еще раньше (1935, 1936) предсказывал широкое распространение относительно богатого «илового тубифицидного комплекса». Хотя, по его наблюдениям, количество олигохет в реке после сооружения плотины возрастает чрезвычайно быстро, заселение водохранилища фауной будет продолжаться довольно долго, пока фауна по своему характеру не приблизится к глубинному бентосу озер. Позже Д. А. Ласточкин (1949), используя данные по ряду водохранилищ, приходит к выводу, что бентос водохранилищ формируется главным образом из иловых биофондов реки и что руководящую роль в нем играют олигохеты, образующие на бывших руслах биоценоз «лимнодрилетум» с биомассой 20—35 г/м². На залитой суше прежде всего появляются тендипедиды, но в дальнейшем на нее выселяются из русел олигохеты и моллюски, и численность и биомасса фауны возрастают.

Наиболее подробны и хорошо обоснованы прогнозы В. И. Жадина (1948) для будущего крупного водохранилища на Волге. При составлении прогноза В. И. Жадин пользовался также, кроме материалов, собранных в системе средней Волги, данными по озерам (Ильменю и др.) и уже существующим водохранилищам. По его предположениям, на бывших речных руслах должен образоваться «пелофильный» биоценоз с преобладанием Limnodrilus, мотылей Tendipes forma larvalis Semireductus, моллюсков — сфериид и др., при биомассе в среднем без моллюсков 41 г/м², а с моллюсками — до 1 кг/м². В местах наиболее сильного накопления илов с исчезновением кислорода у дна (в наиболее глубоких ямах русел и ложах озер) сложится «пелофильный» биоценоз, сходный с биоценозом заморных пойменных озер и относительно обедненный: при наличии некоторого движения воды — с биомассой 20—25 г/м², в застойных участках — 3—8 г/м². На обширных же пространствах бывшей суши, покрывающихся илами, распространится фауна с преобладанием мотылей и тубифицид, причем при хороших кислородных условиях будет обитать мотыль T. f. l. Semireductus, при биомассе 20—30 г/м², при менее благоприятных же условиях — мотыль Reductus, при биомассе 10—11 г/м².

На песчаных грунтах у размываемых берегов следует ожидать развития бедной фауны, преимущественно из мелких тендипедид, с биомассой не более 1—3 г/м², лишь в верховьях водохранилища (иначе говоря, в эстуариях рек) несколько более богатой — 3—8 г/м².

На плотных субстратах, таких, как прибрежные камни, бетон гидротехнических сооружений, остатки затопленных лесов, будет развиваться «литореофильный» биоценоз с преобладанием дрейссены, при наличии ряда других лито- и фитофильных форм. В неосушной зоне (на более значительных глубинах) его биомасса должна составлять около 200 г, а без моллюсков — 15 г/м², а в осушной зоне 20—70 г, без моллюсков — не более 10 г/м². Наконец, среди зарослей водных растений в прибрежной зоне, до глубины 2,5—3 м (местами 4 м), разовьется фитофильный биоценоз, сильно обедненный вследствие ежегодного обсыхания и состоящий в основном из различных насекомых и легочных моллюсков, с биомассой 8—14 г, из коих собственно фитофилов, связанных с растениями, всего 3—4 г/м².

В последнее время Г. В. Аристовской (1953) опубликован еще один прогноз бентоса Куйбышевского водохранилища, в общем близкий к прогнозу В. И. Жадина. Г. В. Аристовская также предполагает, что на бывших руслах будут лимнодрильно-мотылевые биоценозы с довольно высокой биомассой — 24—33,5 г/м², на заиленной бывшей суше, с глубинами более 5 м, никогда не обсыхающей,— биомасса 12 г/м², в зоне с глубинами 2,5 м, обнажающейся в зимние месяцы,— биомасса 25,5 г/м², на песчаных грунтах —2,2—4,5 г/м².

Все эти цифры близки к цифрам В. И. Жадина (на залитой суше — несколько более высокие, на руслах — наоборот), при сходном видовом составе биоценозов. Только на заросших, защищенных от прибоя, участках осушаемого прибрежья для летних месяцев Г. В. Аристовская предполагает появление более богатой фауны, с биомассой 46,5 г/м².

Несколько лет назад нам пришлось составлять прогноз бентоса по Цимлянскому водохранилищу. Руководствуясь в общем теми же соображениями, что и предыдущие авторы, мы считали, что на бывших руслах и более глубоких частях залитой долины (глубже 10 м) в связи с сильным заилением, большими глубинами и отдаленностью от берегов (что затрудняет заселение дна тендипедидами) следует предполагать бедный биоценоз, близкий к замороустойчивому, с биомассой 5—10 г/м², на меньших же глубинах (5—10 м) — более богатый, с преобладанием унионид и мотылей и биомассой 100—300 г, но без моллюсков — всего 10 г/м².

Литофильный биоценоз плотных субстратов представлялся нам тоже как дрейссеновый, но более богатый — с биомассой 200—500 г, без моллюсков — 20 г/м² (за счет каспийских элементов); в верхних горизонтах осушной зоны мы также предполагали

беднную фауну, с биомассой 2—3 г, а в зоне зарослей несколько более богатую, за счет фитофилов,— около 15 г/м².

Таким образом, наш прогноз отличался главным образом более низкими показателями для открытых плёсов водохранилища, но в принципе был сходен с прогнозом В. И. Жадина: оба прогноза, принимая как постулат сплошное заиление всего водохранилища, предусматривали образование довольно высокой биомассы бентоса, но в основном за пределами зоны колебания уровня, при резко выраженной обедненности осушной зоны.

Вообще при составлении прогнозов принимается, что в крупных водохранилищах создаются благоприятные условия для развития бентоса, и это служит одним из оснований для прогнозирования их высокой рыбопродукции. Такая точка зрения высказывается и другими авторами, как, например, С. П. Федием (1953) применительно к Каховскому водохранилищу.

Однако в результате непрерывно ведущихся уже в течение последних 20 лет наблюдений накапливается все больше данных, показывающих, что процесс формирования фауны в некоторых водохранилищах идет не так, как предполагалось, и после окончания начального периода в 5—10 лет состояние бентоса совершенно не совпадает с прогнозированным. Бентос оказывается иным по составу и значительно более бедным по биомассе.

В нашем распоряжении имеются материалы по бентосу наиболее крупного водохранилища — Рыбинского, залитого 14 лет назад (1941) и, очевидно, более или менее «созревшего», во всяком случае, давно вышедшего из стадии первых лет формирования.

Бентос в этом водохранилище изучался неоднократно, но до сих пор были опубликованы лишь заметка В. Ф. Фенюк (1949), касающаяся ограниченного района этого водоема, и несколько нерасшифрованных цифр биомассы в общей характеристике водохранилища, принадлежащей И. Ф. Овчинникову (1950); лишь в самое последнее время появилась — тоже краткая — статья Ц. И. Иоффе (1954) с данными по бентосу за 1946 и 1948 гг., т. е. на 6—8-й год существования водохранилища.

По современному состоянию бентоса в этом водоеме обширные материалы были собраны биологической станцией «Борок» АН СССР в последние годы (начиная с августа 1952 г.). Результаты их обработки дают отчетливую картину состава и распределения бентоса в «сформировавшемся» Рыбинском водохранилище, т. е. через 11—13 лет после его возникновения.

И вот оказывается, что эта картина резко отличается от предсказанной. Это легко видеть, если сопоставить фактическое положение вещей с вышеприведенными прогнозами ВНИОРХ и Д. А. Ласточкина и особенно — с хорошо разработанными прогнозами В. И. Жадина и Г. В. Аристовской. Правда, что последние относятся к водохранилищам на средней Волге и особенно к Куйбышевскому водохранилищу, расположенному южнее (53—56° с. ш.), чем Рыбинское (58—59° с. ш.), и находящемуся в несколько иных климатических условиях. Но авторы этих прогнозов для суждения о характере будущих биоценозов пользовались данными по водоемам различных широт, а В. И. Жадин даже преимущественно использует материалы по оз. Ильмень, озерам Ленинградской области и водохранилищам верхней Волги, т. е. по водоемам той же зоны, что и Рыбинское водохранилище [1]. Это придает прогнозам упомянутых авторов, по нашему мнению, общее значение по крайней мере для умеренных широт Европейской части Союза.

В 1952—1953 гг. основная площадь дна Рыбинского водохранилища за пределами осушного прибрежья, т. е. лежащая глубже 2—3 м, была

[1] Хотя во время составления этого прогноза (1948 г.) Рыбинское водохранилище существовало уже 7 лет, по его фауне не было опубликовано ничего, кроме небольшой статьи Д. А. Ласточкина (1947), рассматривавшей главным образом особенности 1-го года жизни водоема.

заселена бентосом значительно слабее, чем предусматривалось всеми прогнозами. Около трети этой площади было покрыто особыми «торфогенными» темнобурыми илами, состоящими главным образом из мелких частиц сфагнума и населенными мотылевым биоценозом с преобладанием мотыля T. f. l. Plumosus — Reductus и средней биомассой около 4—5 г/м². При этом бывшие русла рек очень мало отличаются от заиленных почв речной долины — несколько выше в них биомасса (около 6 г против 4 г вне русел), относительно больше тубифицид, в остальном фауна та же. Но и на самых больших встречающихся в водохранилище глубинах (15—20 м), соответствующих ямам русел и озерам, состав и обилие фауны заметно не изменяются. Типичный замороустойчивый комплекс: мотыль Plumosus — коретра — тубифекс,— вообще не распространен (хотя его элементы встречаются вместе с другими видами).

Таким образом, илистые грунты русел и пойм оказались значительно беднее фауной, чем указывалось в прогнозах, но при этом и однообразнее, без явных следов заморного режима в местах сильного накопления илов.

Илы, образуя местами слои значительной мощности, в целом оказались распространенными на значительно меньшей площади, чем предполагалось. Заиление дна, вместо обычно принимаемого сплошного, охватило не более 30—40% его площади. Образующийся ил распределяется по дну водохранилища неправильными пятнами, преимущественно по понижениям рельефа.

Но около ²/₃ площади дна за пределами прибрежной зоны занято плотными почвами, до сих пор сохранившими во многих случаях свою структуру и даже остатки растительного покрова. На этих почвах донная фауна оказалась поразительно бедной: она состоит из осколков, фрагментов различных биоценозов, дающих в сумме среднюю биомассу около 1 г на 1 м² (0,8—1,1 г). На обширных площадях водохранилища, занимающих сотни квадратных километров, биомасса измеряется десятыми долями грамма на 1 м². При этом замечается также чрезвычайное однообразие фауны в различных биотопах. Не только задернованные почвы, но и обнажения глин и песков, и остатки лесов и кустарников, если они находятся вдали от берегов, заселены теми же — и всегда немногочисленными — формами (тубифициды, реже Lumbriculidae, отдельные мотыли, Procladius, пиявки).

Эта скудная фауна почв не предусматривалась никакими прогнозами, так как вообще не предусматривались незаиленные почвы, тем более на таких огромных площадях.

Таким образом, в «сформировавшемся» Рыбинском водохранилище бентос оказывается чрезвычайно бедным. За пределами прибрежной зоны его биомасса, по данным августа 1952 г. и мая 1953 г., составляет в среднем всего около 2,4 г/м². Никто, конечно, не предполагал такой бедности. По прогнозу ВНИОРХ биомасса должна была быть приблизительно в 15 раз больше (33 г), по прогнозу В. И. Жадина для волжского водохранилища — в среднем приблизительно в 10 раз (около 20 г), по нашему прогнозу для Цимлянского водохранилища — в пять раз больше (около 10 г). При этом прогнозы предусматривали еще и наличие крупных моллюсков (повышавших общую биомассу бентоса до сотен граммов), которых в открытых частях Рыбинского водохранилища почти совершенно нет.

Не менее ошибочными оказались прогнозы состава прибрежных биоценозов. Сходство есть только в отношении прибрежных песков, хотя и они в Рыбинском водохранилище не только очень бедны, но почти безжизненны, имея среднюю биомассу всего в 0,1—0,2 г/м².

«Литофильные» биоценозы, в Рыбинском водохранилище развившиеся главным образом на затопленных мертвых лесах, оказались, напротив, относительно богатыми, но при этом совершенно иными по составу. Пред-

полагалось, что руководящей формой будет дрейссена, которая в открытом водохранилище совершенно отсутствует; несмотря на это, на прибрежных мертвых лесах, находящихся в осушной зоне, биомасса бентоса вдвое выше, чем по прогнозу В. И. Жадина, а именно 50—120 г, причем моллюски составляют лишь незначительную часть ее, а одни тендипедиды дают 16 г/м². В противоположность этому остатки лесов, лежащие за пределами прибрежья, на больших глубинах, населены гораздо беднее.

Значительно большее богатство фауны наблюдается и среди прибрежных зарослей. Развивающиеся здесь биоценозы (преимущественно из фитофильных тендипедид и моллюсков — катушек и прудовиков), несмотря на ежегодное обсыхание прибрежной зоны, достигают в летние месяцы высокого обилия, давая нередко биомассу бентоса до 50 г/м² и выше.

Таким образом, наиболее богатыми биоценозы оказываются в прибрежной зоне водохранилища, ежегодно обсыхающей и промерзающей. Правда, в этой же зоне мы встречаем и наиболее скудный, почти лишенный фауны биотоп — пески прибойной полосы, но в среднем, с учетом занимаемых лесами, зарослями и песками площадей, биомасса бентоса (с обрастаниями и фитофилами) прибрежной зоны составляет около 30 г/м², а остального водохранилища, за исключением эстуариев рек,— около 2,4 г/м².

Иначе говоря, осушная зона (когда она покрыта водой) чуть ли не в 15 раз богаче фауной, чем неосушная! Правда, это относится к летним месяцам (июль — август). В первое время после затопления такого богатства в осушной зоне, конечно, нет, но наблюдения показывают, что фауна развивается в ней уже с середины мая с большой быстротой. Основная часть донной и фитофильной фауны и во всяком случае — основная часть кормовой для рыб фауны, личинки звонцов (тендипедид), вселяется в массе из воздуха тогда, когда температура воды достигает примерно 10°. В дальнейшем обилие личинок зависит от условий размножения взрослых комаров и питания самих личинок; эти условия в прибрежной зоне среди зарослей вообще благоприятны.

Итак, за пределами прибрежья в Рыбинском водохранилище бентос явно угнетен и вообще неполноценен.

Более или менее развитая донная фауна наблюдается только в эстуариях впадающих в водохранилище рек — Волги, Шексны, Мологи и других, более мелких. На господствующих в эстуариях серых илах типа сапропелей развивается мотылевый биоценоз с преобладанием разных форм Tendipes и наличием крупных олигохет Limnodrilus newaensis, моллюсков сфериид, Viviparus, унионид, со средней биомассой 10—20 г/м² (без крупных моллюсков; с ними — 40—50 г). В эстуариях богаче заселены и другие грунты: сравнительно мало распространенные почвы (биомасса бентоса около 4 г), прибрежные пески (6—9 г/м²), остатки лесов и камни; последние заселены в волжском эстуарии биоценозом дрейссены.

Таким образом, более или менее соответствует прогнозам бентос только в эстуариях. Есть сходство и в составе фауны, и в ее биомассе, хотя все же прогнозировавшаяся биомасса на илах бывших русел значительно больше (около 40 г — по В. И. Жадину, 20—35 г — по другим авторам, без крупных моллюсков). Наиболее близок к прогнозировавшемуся бентос эстуария Волги, в других же эстуариях он беднее, больше отличается и по составу (нет дрейссены).

Однако в эстуариях, обладающих некоторой проточностью, не встречаются обедненные замороустойчивые комплексы, а биоценозы осушной зоны оказываются столь же и даже еще более богатыми, чем в открытом водохранилище (в связи с более слабым действием прибоя).

Вообще же условия, господствующие в эстуариях, совершенно не характерны для водохранилища в целом; их особенности исчезают уже там, где берега расходятся на 8—10 км; площадь всех эстуариев в сумме составляет не более $^1/_6$ площади всего водохранилища.

Несовпадение с прогнозом ВНИОРХ по Рыбинскому водохранилищу в отношении биомассы бентоса именно в сторону ее понижения было отмечено еще для 6—8-го года существования водохранилища Ц. И. Иоффе (1954).

Несоответствие между прогнозами и действительностью и по составу, и по количеству бентоса настолько велико, что требует объяснения. Наши данные по Рыбинскому водохранилищу, безусловно, достоверны настолько, насколько могут быть вообще достоверными данные дночерпателей, так как сборы четырех рейсов, проведенных в разные месяцы 3 лет (август 1952 г., май и сентябрь 1953 г., май 1954 г.), дали совершенно сходные результаты.

Очевидно, при прогнозировании не учитывались некоторые факторы, важные для распределения и обилия бентоса, причем эти факторы проявляют свое действие главным образом в крупных водоемах, так как в узких и небольших по площади эстуариях расхождение с прогнозом меньше.

Во-первых, неправильным было представление о процессе заиления водохранилища. Заиленным оказалось не все дно за пределами прибрежья, а не более 30—40% его. Возможно, однако, что прогноз интенсивности заиления (3,5—5 см иловых отложений за 12 лет) был правильным, но дело в том, что образовавшийся ил распределился неравномерно. Естественно, что полужидкая масса «торфогенных» илов сползала преимущественно в различные понижения рельефа, где и образовала местами значительно более толстые слои отложений, в то время как ровные и возвышенные участки остались незаиленными. Ц. И. Иоффе (1954) считает слабое заиление важнейшей причиной ошибочности прогноза бентоса.

Однако слабое заиление дна не может объяснить бедности бентоса в целом, так как и на илах наблюдается низкая биомасса бентоса, уменьшающаяся к середине водоема и на расстоянии 5—8 км от берегов редко достигающая 1 г/м².

Размеры водоема, видимо, имеют важное значение для заселения его тендипедидами. На широких плёсах водохранилища большое расстояние от берегов, измеряемое несколькими десятками километров, может быть серьезным препятствием для взрослых комаров, которые будут откладывать яйца, конечно, преимущественно поблизости от берегов. Отрицательное воздействие оказывает и крупная волна широких плёсов.

Наблюдающееся в Рыбинском водохранилище закономерное убывание не только обилия (численности, биомассы), но и числа видов тендипедид от периферии к центру естественно объясняется именно этим фактором. В центральных частях водохранилища остаются только три-четыре формы личинок (мотыли, Procladius, Glyptotendipes), а в некоторых районах тендипедиды и вовсе отсутствуют. Это, конечно, одна из причин относительного богатства тендипедидами эстуариев и прибрежных зон. О значении расстояния от берегов упоминали и другие авторы, например Д. А. Ласточкин (1947) и В. И. Жадин (1954); оно подтверждается и нашими наблюдениями на Азовском море (1937), указывающими, что дальше всех отдаляются от берегов те же формы — мотыли и Procladius, но и они не проникают в открытые области моря.

Однако и этот фактор не объясняет всего, так как открытые части Рыбинского водохранилища бедны и олигохетами и моллюсками. Правда, такого правильного убывания к центру они не показывают. Но отсутствие за пределами эстуариев и прибрежья почти всех моллюсков, кроме некоторых мелких видов горошинок (Pisidium), есть важный факт, который нельзя объяснить ни характером грунтов, ни отдаленностью от берегов.

Повидимому, здесь имеет значение третий фактор — недостаток пищи для донных беспозвоночных. Пока нет никаких прямых доказа-

тельств того, что в открытых частях водохранилища донные беспозвоночные голодают. Грунтовые личинки тендипедид и олигохеты питаются вообще главным образом за счет седиментирующегося детрита и бактериальной флоры (кроме хищных Procladius и Cryptochironomus).

По предварительным данным Ю. И. Сорокина для мая и августа 1954 г., в торфогенных илах количество бактерий составляет 0,03—0,2 млрд. экз. в 1 г сырого ила, в то время как в эстуарных сапропелях их содержится 0,6—2 млрд. экз. в 1 г, т. е. в 10—20 раз больше. Повидимому, торфогенные илы отличаются и по химическому составу, и, вероятно, по преобладанию стойких органических соединений вроде лигнина, при недостатке легко усваиваемых веществ. На задернованных же почвах детрит вообще не отлагается.

Возможно, что в питании мотылей и других нехищных тендипедид играют роль и водоросли, но вообще можно думать, что во внутренних водоемах важнейшим источником пищи для беспозвоночных является образующийся при распаде высшей растительности фитогенный детрит с развивающейся на нем бактериальной флорой. Растительность же локализуется в прибрежной зоне, куда попадает и береговой сток, несущий детрит с суши. Вследствие этого осушения прибрежная зона, особенно в защищенных и потому заросших участках, очень богата пищей, что является другой (кроме благоприятных условий размножения) причиной ее богатства тендипедидами и фауной вообще.

Изобилие пищи и наличие субстратов для гетеротопных насекомых оказываются факторами гораздо более важными, чем обсыхание и промерзание грунта. Недооценка воспроизводительных способностей фауны осушной зоны — тоже одна из причин наших ошибочных прогнозов. Высыхание и промерзание грунта, конечно, губительно действует на бо́льшую часть донных беспозвоночных, хотя многие из них успешно приспосабливаются к переживанию безводного периода. Повидимому, действительно лучше сохраняется фауна в грунтах, обладающих (благодаря обилию органических остатков) более высокой влагоемкостью, как это утверждает И. Ф. Овчинников (1949). Однако сделанный им вывод о том, что фауна осушной зоны вдвое, точнее на 43,58%, беднее фауны прилегающей к этой зоне области постоянного затопления, вообще неверен, как неверно и утверждение, что биомасса бентоса осушной зоны после заливания увеличивается всего на $^1/_{10}$, точнее на 11,7%. В период пребывания вне воды фауна осушной зоны (т. е. то, что сохраняется в ее грунтах в живом, но покоящемся состоянии) может быть беднее фауны неосушной области и может даже погибнуть почти полностью; но после заливания водой фауна быстро восстанавливается, и если только это происходит не на размываемых прибоем песках, ее биомасса увеличивается в десятки и сотни раз и значительно превосходит биомассу неосушной области. Только в краткий период между началом заливания осушной зоны весной и вторжением гетеротопных насекомых, в верхних горизонтах длящийся не более 2—3 недель, бентос осушной зоны относительно беден и состоит из форм, вышедших из покоящихся стадий или принесенных с полыми водами.

Но в дальнейшем фауна достигает такого обилия, что, несмотря на многомесячное состояние бедности и на то, что чуть ли не половина осушной зоны в Рыбинском водохранилище состоит из почти безжизненных песчаных пляжей, в среднем за весь год эта зона дает, несомненно, более высокую биомассу (не считая обрастаний на мертвых лесах — не менее 10 г/м² донной и фитофильной фауны), чем область постоянного затопления.

Важнейшее значение условий питания для развития бентоса подтверждается еще наблюдениями над процессом формирования бентоса или, лучше сказать, над эволюцией донной фауны, в течение первых лет существования водохранилища.

Большинство водохранилищ в 1-й год своего существования переживает стадию массового развития донной фауны, и прежде всего личинок тендипедид. Эта вспышка развития тендипедид в 1-й год, повидимому, вообще характерна для водоемов, впервые образовавшихся в результате заливания суши с растительным покровом в умеренном поясе. Основной причиной этой вспышки, по всей вероятности, и является изобилие пищи в виде распадающейся от затопления наземной растительности [2]. В дальнейшем, с разложением и минерализацией растительных остатков, запасы пищи быстро уменьшаются, что влечет за собой падение обилия фауны. Это заметно уже на 2-й год, а в последующие годы процесс продолжается. Можно привести несколько примеров, которые это иллюстрируют (см. таблицу).

Биомасса бентоса в различных водохранилищах в первые годы их существования

Водохранилище	Годы существования					Автор
	1-й	2—3-й	6—8-й	9-й	12—13-й	
	Средняя биомасса в г/м²					
Учинское	15,5	—	—	10,1	—	Н. Ю. Соколова (1947)
Иваньковское . .	9,6—19,7	4,2—14,9	—	—	—	Б. М. Себенцов и др. (1946)
Веселовское . .	16,8—23,1	—	4,8—3,1	—	—	Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1948)
Рыбинское* . . .	11,9—58,0	—	8,3—5,0	3,9	2,4	Ц. И. Иоффе (1954) и наши данные

* Для Рыбинского водохранилища приводятся данные по открытым частям (вне эстуариев). По предварительным данным Т. Л. Протопоповой, съемка в сентябре 1953 г. и в мае 1954 г. дала еще более низкую биомассу бентоса — в среднем около 2 г/м² (1,6—2,3 г/м²). Возможно, что здесь мы имеем дело не с продолжающимся обеднением бентоса, а с особенностями резко выделявшегося в 1953 г. гидрологического режима водохранилища.

При всей неточности цифр (из-за неоднородности методики, разного числа проб, положения станций и т. д.) они достаточно показательны.

За последние годы на эту особенность в развитии бентоса в водохранилищах указывали несколько авторов. В. И. Жадин в упомянутом выше прогнозе (1948) тоже признает, что фауна на впервые залитых почвах сначала будет богатой в количественном отношении, и считает, что ее бентос будет достигать 20 г/м², но в дальнейшем предполагает только уменьшение видового разнообразия при сохранении той же биомассы (10—30 г/м²).

В 1950 г. В. И. Жадин в своем обзоре жизни водохранилищ писал, что «бурное пятнистое заселение» водохранилищ в первые годы их существования позже заменяется более умеренным, но и более равномерным.

Б. М. Себенцов, Е. В. Мейснер и П. В. Михеев (1953) приводят ряд фактов, показывающих сильное развитие тендипедид, особенно мотыля, на залитых поймах в 1-й год или после длительного летнего осушения. В очень определенной форме об уменьшении биомассы уже на 2-й год

[2] Относительная бедность бентоса в водохранилищах Волго-Донского канала на незарастающей глинистой пойме в 1-й год их существования, описываемая в работе Б. М. Себенцова, П. В. Михеева, Е. В. Мейснер, Р. Я. Косыревой (1953), объясняется, очевидно, именно бедностью растительного покрова, а не уничтожением бентоса рыбами, как считают авторы.

пишет В. Ф. Фенюк (1949) применительно к мелководным зонам Моложского отрога Рыбинского водохранилища.

Таким образом, приходится говорить не о постепенном заселении и освоении дна и повышении биомассы, а скорее об обратном явлении: только что залитая водой суша «осваивается» немедленно, во время первого же лёта звонцов и других насекомых. Гетеротопные формы сейчас же овладевают новым появившимся и пригодным для их личиночных стадий жизненным пространством. Но в дальнейшем, после истощения запасов пищи, фауна в значительной мере и часто даже большей частью исчезает. Применительно к тендипедидам это означает, повидимому, что бóльшая часть выходящих из отложенных яиц личинок не выживает.

Поэтому было бы неверно говорить, как пишет Д. А. Ласточкин (1949), что залитая суша донной фауной вообще «осваивается медленно». Но верно то, что другие группы фауны, не имеющие столь эффективного способа распространения, как крылатые насекомые, не могут немедленно заселить новый водоем даже при изобилии пищи [3]. Вероятно, олигохеты, моллюски и ракообразные распространяются по всему водоему уже тогда, когда запасы пищи резко упали, и поэтому они не могут «освоить» его дно в такой степени, как в реках и эстуариях водохранилища.

В тех случаях, когда тендипедиды в фауне не преобладают, падение биомассы всего бентоса будет незначительным, или его может и не быть. По данным А. О. Берестова (1941) и И. П. Лубянова (1952), в Днепровском водохранилище в первые годы после его образования (1932—1935) и после его восстановления (1947—1950) биомасса бентоса показывала или неправильные колебания, или повышение. Повидимому, это объясняется тем, что основную часть ее дают олигохеты и моллюски, так как в этом очень узком (шириной до 2—3 км) водохранилище бывшее русло реки составляет большую часть площади и пойменные области невелики. Однако и здесь И. П. Лубянов указывает на массовое развитие в 1-й год заливания мотылей, дававших в некоторых местах огромную биомассу (до 222 г/м²!).

Исследовав фауну Рыбинского водохранилища в 1-й год его жизни, Д. А. Ласточкин (1947), пораженный бурной вспышкой развития организмов, считал, что прогнозы были «слишком осторожными» и кормовые ресурсы водоема «оказались выше расчетных». Но теперь мы видим, что прогнозы были, наоборот, слишком оптимистичными. Кормовые для рыб ресурсы оказались значительно ниже расчетных, и это нужно учитывать при прогнозах рыбопродукции в новообразующихся водохранилищах. Повидимому, без особых мероприятий в крупных водохранилищах не следует рассчитывать на высокую продукцию рыб-бентофагов. В Рыбинском водохранилище в настоящее время, по данным Л. И. Васильева и Л. А. Остроумова, большинство рыб-бентофагов, и в частности лещ, обнаруживают пониженный темп роста и замедленное созревание, причем локализуются они главным образом в эстуарных, отчасти прибрежных районах, более богатых бентосом.

Возможно, что Г. В. Никольский (1948) прав, считая, что в равнинных водохранилищах с 3-го года жизни условия питания рыб-бентофагов ухудшаются.

Но всегда ли водохранилище, пройдя стадию первоначального формирования, приходит в состояние такой бедности в отношении донной фауны, как Рыбинское?

---

[3] В высшей степени интересно обнаруженное А. И. Шиловой и нами поведение только что отродившихся личинок Glyptotendipes: в течение 5—6 дней они держатся в толще воды, имея особые приспособления к планктонному образу жизни. Эта планктонная стадия, описанная нами в другой статье, может переноситься течением, которое оказывается мощным средством распространения (более мощным, чем крылья взрослого комара).

Надо заметить, что из исследованных к настоящему времени водохранилищ такая низкая биомасса бентоса, как в Рыбинском, была обнаружена лишь в немногих и именно в таких, которые совершенно заносятся массой минеральных наносов, поступающих с горными реками (Жадин, 1940), или в таких, которые лежат среди неплодородных почв. К последним относится, например, Веселовское, лежащее среди полупустынных солончаков и само осолоненное, в котором биомасса бентоса в 1948 г. была 2,6 г/м^2 (Харин, 1950), и Широковское на р. Каме, затопившее области кристаллических пород со слабо развитыми почвами, где биомасса бентоса в 1948—1950 гг. была около 2 г/м^2 (Вершинин и Козьмин, 1952).

В других водохранилищах средних и южных широт СССР бентос богаче, чем в Рыбинском, хотя в общем все же относительно беден, если сравнить его с бентосом озер.

В водохранилищах системы Волги (Учинское, Угличское, Иваньковское, Верхне-Волжское) биомасса бентоса обычно колеблется (в средних числах) между 5 и 10 г, если не считать первые 1—2 года, в то время как во многих озерах она измеряется десятками граммов. Возможно, что главная причина этого заключается в относительно слабом развитии в водохранилищах водной флоры, постоянно угнетаемой ежегодными обсыханиями прибрежной зоны.

Бедность бентоса в Рыбинском водохранилище, обусловливающая низкую продукцию важных промысловых рыб-бентофагов, заставляет искать пути повышения количества донных кормовых объектов рыб. Мероприятием, обычно рекомендуемым для усиления кормовой базы водохранилищ, является вселение в них новых беспозвоночных. Для Рыбинского водохранилища можно было бы, например, рекомендовать вселение двустворчатого моллюска монодакны, с этой стороны специально изучавшегося Ю. М. Марковским (1954), и некоторых каспийских ракообразных (Журавель, 1950 и др.).

Однако для успеха этого мероприятия необходимо, чтобы вселяемые животные были обеспечены пищей, а современное состояние Рыбинского водохранилища заставляет в этом сомневаться. В обладающем огромными плёсами (шириной до 50—60 км) Рыбинском водохранилище, с его сильной прибойной волной, зона зарослей, локализирующаяся только по заливам и местами под защитой мертвых лесов, относительно очень мала. Для более или менее нормального развития донной фауны в таком огромном водоеме (площадью около 4500 км^2) просто не хватает того количества детрита, который продуцируется этими зарослями и поступает с берегов.

В связи с этим возникает вопрос — можно ли увеличить запасы пищи для бентоса и тем самым повысить его количество? Этим, правда, не были бы устранены другие факторы, понижающие обилие бентоса — слабое заиление, большое расстояние от берегов,— но была бы ликвидирована, повидимому, главная причина его бедности.

Возможно, что один из путей увеличения запасов пищи заключается в регулировании колебаний уровня водохранилища. Если понижение уровня (хотя бы на 1 м, с последующей остановкой) будет происходить достаточно рано, сразу по окончании нереста и личиночного периода большинства рыб, например в конце июля, то обнаженные площади будут высыхать и покрываться наземной растительностью. При затоплении их на следующий год можно ожидать того благотворного для продуктивности водоема эффекта, который получается после «летования» прудов. Наблюдения, подтверждающие эффективность такого длительного летнего обсыхания прибрежной зоны в водохранилищах, особенно для развития мотылей, приводит в своей брошюре Е. В. Мейснер (1952).

Для решения этого вопроса необходимы еще наблюдения над распределением и динамикой бактериальной флоры и донных беспозвоночных

и их питанием при различных уровнях воды в водохранилище, так как путь от растений, отмирающих на осушной зоне, до мотылей в центре водохранилища достаточно сложен.

Только после разрешения проблемы питания беспозвоночных в Рыбинском водохранилище заселение его новыми формами раков и моллюсков может привести к значительному повышению его продуктивности.

Литература

Аристовская Г. В., 1953. Основные показатели кормовой базы Куйбышевского водохранилища, Уч. зап. Казанск. гос. ун-та, т. 113, кн. 1.

Берестов А. О., 1941. Зообентос Дніпровського водосховища, Вісн. Дніпропетровськ. гідробіол. станції, т. VII.

Вершинин Н. В. и Козьмин Ю. А., 1952. Донная фауна и рыбы Широковского водохранилища, Изв. Естеств.-науч. ин-та при Молотовск. гос. ун-те, т. XIII, вып. 4—5.

Жадин В. И., 1940. Фауна рек и водохранилищ, Тр. ЗИН АН СССР, т. V, вып. 3—4.— 1948. Донная фауна Волги от Свияги до Жигулей и ее возможные изменения, там же, т. VIII.— 1950. Жизнь в искусственных водоемах, Жизнь пресных вод, т. III.—1954. Задачи советских гидробиологов в развитии народного хозяйства, Л.

Журавель П. А., 1950. К проблеме обогащения кормности водохранилищ юго-востока Украины, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 2.

Иоффе Ц. И., 1954. Формирование донной фауны Рыбинского водохранилища, Тр. проблемн. и тематич. совещаний ЗИН АН СССР, вып. II.

Ласточкин Д. А., 1935. Качественное изменение донной фауны р. Волги в районе заливания Ярославской плотины, Тр. Ивановск. с.-х. ин-та, вып. I.— 1936. Гидробиологические исследования рек Волги и Мологи, там же, вып. II.—1947. Рыбинское водохранилище, Природа, № 5.— 1949. Динамика донного населения равнинных водохранилищ, Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. 1.

Лубянов И. П., 1952. Донная фауна Днепровского водохранилища и вопросы биологической продуктивности, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 3.

Марковский Ю. М., 1954. Результаты работы Института гидробиологии Академии наук УССР по переселению некоторых кормовых беспозвоночных, Тр. совещания по проблеме акклиматизации, Изд-во АН СССР.

Мейснер Е. В., 1952. Кормовая база рыб в водохранилищах, Пищепромиздат, М.

Мордухай-Болтовской Ф. Д., 1937. Состав и распределение бентоса в Таганрогском заливе, Работы Доно-Кубанск. рыбохоз. станции, вып. 5.— 1948. Донная фауна Манычского водохранилища, Сб. науч. тр. Ивановск. с.-х. ин-та.

Никольский Г. В., 1948. К познанию особенностей формирования и развития ихтиофауны водохранилищ в отдельных географических зонах Советского Союза, Зоол. журн., т. XXVII, вып. 2.

Овчинников И. Ф., 1949. Эколого-биологический очерк периодически осушаемой зоны Рыбинского водохранилища (автореф. дисс.).— 1950. Краткий очерк Рыбинского водохранилища, Тр. биол. станции «Борок» АН СССР, т. I.

Себенцов Б. М., Мейснер Е. В. и Михеев П. В., 1953. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения водохранилищ на реках, Тр. Всеросс. н.-иссл. ин-та пруд. рыбн. хоз-ва, т. VI.

Себенцов Б. М., Михеев П. В., Мейснер Е. В., Косырева Р. Я., 1953. Развитие рыбного населения в первый год существования водохранилищ Волго-Донского канала, Тр. Всеросс. н.-иссл. ин-та пруд. рыбн. хоз-ва, т. VI.

Соколова Н. Ю., 1947. Бентос Учинского водохранилища по исследованиям 1944—1945 гг., Зоол. журн., т. XXVI, вып. 1.

Тихий М. И. и Викторов П., 1940. Запасы рыб и гидростроительство.

Федий С. П., 1953. Гидробиология нижнего Днепра в связи с влиянием плотины Днепрогэса и прогнозы режима Каховского водохранилища, Вестн. Днепропетровск. н.-иссл. ин-та гидробиол., т. IX.

Фенюк В. Ф., 1949. Состав и распределение бентоса в Моложском отроге Рыбинского водохранилища, Учеб.-метод. зап. Гл. упр. по делам заповедников, вып. XIII.

Харин Н. Н., 1950. Зообентос Веселовского водохранилища, Уч. зап. Ростовск. гос. ун-та, т. XV.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

О НЕКОТОРЫХ ВОПРОСАХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ ПЕРВЫМИ ПРОМЕЖУТОЧНЫМИ ХОЗЯЕВАМИ И ЛИЧИНКАМИ ЦЕСТОД

ВЛАДИМИР МИХАЙЛОВ

Паразитологическая лаборатория Польской Академии наук (Варшава)

В 1917 г. польский ученый К. Яницкий (в сотрудничестве с Ф. Розеном) открыл первых промежуточных хозяев лентеца широкого (Diphyllobothrium latum), которыми оказались Copepoda — Diaptomus gracilis и Cyclops strenuus. К. Яницкий описал найденную им в полости тела копепод личиночную форму Pseudophyllidea, названную им процеркоидом. Таким образом, был раскрыт полный жизненный цикл лентеца широкого, который издавна привлекал внимание паразитологов и долго оставался до конца не расшифрованным. Было доказано существование первых, до того времени неизвестных, промежуточных хозяев (Copepoda). В связи с этим открылись перспективы дальнейших исследований сложных жизненных циклов Pseudophyllidea. Исходя из этого открытия, К. Яницкий в дальнейшем нашел первых промежуточных хозяев Triaenophorus lucii (Müll.) [= Tr. nodulosus (Pall.)] и ремнеца — Ligula, которыми являются тоже Diaptomus gracilis и Cyclops strenuus.

Исследованиями разных авторов были раскрыты жизненные циклы многих других цестод с двумя промежуточными хозяевами. В последующие годы была детально разработана система видов, составляющих род Cyclops. На основании работ К. Яницкого, который оперировал — как это ясно сегодня — понятием Cyclops strenuus sensu lato, нельзя сейчас установить, с какими именно видами Cyclops этот исследователь имел дело во время своих основных опытов по жизненным циклам Diphyllobothrium, Triaenophorus и Ligula.

В связи с этим, работая под руководством К. Яницкого в 1930—1932 гг. над изучением жизненного цикла Triaenophorus lucii (Müll.), я сделал попытку разобраться в видовом составе первых промежуточных хозяев этого лентеца из щуки с точки зрения современного положения системы рода Cyclops. Результаты многочисленных экспериментальных инвазий различных видов Copepoda онкосферами Triaenophorus lucii (Müll.) привели нас к выводу, что, с точки зрения роли их как промежуточных хозяев этого лентеца, выявляется пять довольно отчетливо различающихся групп видов.

К п е р в о й г р у п п е принадлежат Copepoda, в пищеварительном канале которых погибают все онкосферы этого вида цестода. Попав в кишечник циклопа (а нужно сказать, что все виды Copepoda охотно поглощают корацидиев), они погибают под влиянием его пищеварительных соков, так что в содержимом кишечника и в экскрементах наблюдаются многочисленные эмбриональные крючья переваренных личинок, иногда уже через несколько минут после того, как они были проглочены циклопом. Представителями этой группы по отношению к T. lucii являются, например, Cyclops viridis Jurine, Diaptomus amblyodon Maren, Diaptomus castor Jurine.

Ко второй группе мы причислили те виды Copepoda, в пищеварительном канале которых погибает только часть онкосфер данного вида; проникающие в полость тела онкосферы не превращаются, однако, в процеркоиды, растут медленно и не приобретают типических черт этой второй личиночной формы лентеца. По отношению к T. lucii к этой группе принадлежат Cyclops leuckarti Sars и Cyclops oithonoides Sars.

Третью группу составляют Copepoda, в пищеварительном канале которых онкосферы данного вида в большинстве выживают, но, попав в полость тела, все же обычно не превращаются в процеркоиды. К этой группе принадлежит — по отношению к T. lucii,— например, Cyclops serrulatus Fischer.

В кишечнике Copepoda четвертой группы часть онкосфер данного вида погибает, однако те личинки, которые проникают в полость тела, развиваются вполне нормально и превращаются в типичные процеркоиды. По отношению к T. lucii к этой группе принадлежат, например, Cyclops fuscus Jurine, Diaptomus gracilis Sars, Cyclops albidus Jurine, Cyclops vernalis Fischer, Cyclops bicuspidatus Claus.

Наконец, пятую группу составляют Copepoda, в пищеварительном канале которых онкосферы в огромном большинстве выживают и, попав в их полость тела, превращаются в процеркоиды. По отношению к T. lucii к этой группе принадлежат Cyclops strenuus Fischer и Cyclops vicinus Ulj.

Как видно из вышеприведенных данных, промежуточными хозяевами T. lucii (а также других лентецов, см. ниже) могут быть в основном только Copepoda четвертой и пятой группы, причем представителя пятой группы мы называем главным промежуточным хозяином, четвертой же — хозяином вспомогательным. Не исключено, что в отдельных случаях вспомогательными промежуточными хозяевами могут быть представители второй и третьей группы, если принять во внимание несомненную физиологическую изменчивость особей в пределах вида, выражающуюся в степени устойчивости по отношению к сокам несвойственного им хозяина.

Родственный T. lucii (Müll.) вид — Triaenophorus crassus Forel (= T. robustus Olsson) — отличается от него не только морфологическими признаками, но, как это доказано нашими экспериментами, также тем, что, например, Diaptomus gracilis принадлежит по отношению к нему ко второй группе промежуточных хозяев, а не к четвертой, как по отношению к T. lucii. К сожалению, с точным паразитологическим анализом соотношения личинок цестод и первых промежуточных хозяев мы встречаемся довольно редко. По данным из работ большинства авторов нельзя себе составить картины, подобной той, которую мы получили по отношению к T. lucii. Между тем проведение таких исследований нам кажется необходимым, и притом не только потому, что они представляют известный интерес с биологической точки зрения, но и потому, что по отдельным фактам пребывания тех или иных личинок паразитов в полости тела промежуточных хозяев нельзя еще, повидимому, с уверенностью судить о роли этого, иногда случайного, хозяина в жизненном цикле паразита. А это ведь как раз может иметь и практическое значение, когда дело касается паразитов, наносящих ущерб человеку или домашним животным. Как нам удалось доказать в 1935 г. в совместных с Вержбицкой исследованиях первых промежуточных хозяев лентеца широкого (Diphyllobothrium latum), и в этом случае удается выделить аналогичные группы промежуточных хозяев, однако отдельные виды Copepoda принадлежат тут к другим паразитологическим группам хозяев, чем по отношению к T. lucii. Это и понятно, если принять во внимание существование специфичности паразитов в отношении определенных хозяев.

Следует, кстати, заметить, что нам не удалось обнаружить среди исследуемых Copepoda главного (т. е. принадлежащего к пятой группе) промежуточного хозяина лентеца широкого; как оказалось, Diaptomus gracilis

принадлежит к третьей группе, а Cyclops strenuus — ко второй, а это были как раз виды, указанные в работах К. Яницкого как хозяева. Поэтому вопрос о главном промежуточном хозяине лентеца широкого, по крайней мере для условий Польши, нужно считать открытым и подлежащим дальнейшим исследованиям. Судя по литературным данным, можно предполагать, что и по отношению к другим видам цестод (например, Ligula colymbi Zeder, если судить по работам М. Н. Дубининой) можно распределить первых промежуточных хозяев по вышеперечисленным группам.

Из приведенных выше наблюдений можно, как нам кажется, сделать некоторые выводы общего характера.

Нужно, во-первых, сказать, что существование среди первых промежуточных хозяев вышеперечисленных групп, являющихся как бы ступенями приспособления, адаптации, в пределах отдельных систем «паразит — хозяин», заставляет думать о том, что мы наблюдаем тут явление паразитизма в процессе его становления и эволюционного развития, может быть, как раз на определенном этапе захватывания новых хозяев паразитирующими личинками цестод. Можно предполагать, что широко проведенные сравнительные исследования этих соотношений среди личинок различных цестод и их промежуточных хозяев могли бы пролить свет на такие вопросы, как первичность или вторичность промежуточных хозяев, происхождение паразитизма, его распространение, эволюция и т. д.

Во-вторых, мы наблюдаем тут как бы два фактора, имеющих решающее значение для становления системы «паразит — хозяин». Первым из них является действие пищеварительных соков различных видов Copepoda на личинок разных видов Cestoda. Последние, несомненно, обладают большей или меньшей степенью устойчивости к действию этих соков, что имеет решающее значение для становления системы «паразит — хозяин». Устойчивость эта, как мы видим, специфична, но не абсолютна и подвержена индивидуальным отклонениям. О паразитизме, о возникновении системы «паразит — хозяин» речь может идти только тогда, когда все личинки или известный процент их, попав в кишечник потенциального хозяина, преодолевают этот барьер на своем пути, оказываются устойчивыми к действию пищеварительных соков, с которыми встречаются в кишечнике.

Но вопрос о возникновении системы «паразит — хозяин» еще не решается фактом проникновения в полость тела потенциального хозяина. Как мы видели, в полости тела некоторых Copepoda развитие проникших туда личинок задерживается, они не могут превратиться в процеркоиды, а следовательно, и жизненный цикл паразита не может быть завершен. Можно предположить, что прекращение развития личинок, не всегда связанное с полной остановкой их роста в полости тела не соответствующего хозяина (второй и третьей группы), вызвано тем, что личинки не находят там необходимых им условий жизни,— вероятно, прежде всего специфических пищевых факторов. Оговоримся сразу, что в наших наблюдениях фактор перенаселенности обычно исключался, одна или две-три личинки могли получать пищу в достаточном количестве, но, как видно, пища эта не удовлетворяла их, не соответствовала им физиологически. Хозяином может быть, следовательно, только тот организм, пищеварительный барьер которого личинки преодолевают без вреда для себя, а в полости его тела находят факторы, обеспечивающие им дальнейшее развитие.

В статье Р. С. Шульца и Э. А. Давтяна «О формах хозяинно-паразитных отношений в гельминтологии» мы недавно встретились с попыткой классификации этих отношений. Не касаясь всех вопросов, затронутых в этой интересной и полезной работе, напомним, что авторы различают четыре формы систем «хозяин — паразит»: облигатную, факультативную, абортивную и каптивную. Сопоставляя характеристики этих форм с приведенным нами выше описанием групп (или систем), легко можно заметить, что, например, облигатная система соответствует пятой группе, абортивная — второй или третьей. Авторы поставили себе целью систематизиро-

вать отношения паразитов и хозяев вообще, не входя в детальный обзор различных личиночных форм и всех связанных с их развитием тонкостей. Это, несомненно, полезно и желательно. Думается, однако, что в отношении конкретных биологических ситуаций классификация эта может оказаться именно чересчур общей, суммарной. Применяя ее, например, к фактам взаимоотношений онкосфер Triaenophorus или лентеца широкого и их первых промежуточных хозяев — циклопов, мы не сможем точно и исчерпывающе проанализировать такие факторы разного, как нам кажется, порядка, как резистентность к пищеварительным сокам, с одной стороны, и удовлетворение физиологических потребностей личинок в полости тела хозяина, с другой стороны. Применимость предложенных Р. С. Шульцем и Э. А. Давтяном категорий к окончательным результатам инвазий, а следовательно, к практической стороне дела (общая резистентность или заболевание хозяина — полезного животного) все же несомненна. Особенно ценным кажется нам то, что Р. С. Шульц и Э. А. Давтян подчеркивают динамичность системы «паразит — хозяин» и эволюционный характер ее становления.

Возобновив в последние годы работу по выше изложенным проблемам, мы вынуждены были расширить круг рассматриваемых вопросов по ряду соображений. Еще в 1932 г. удалось установить, что среди некоторых промежуточных хозяев наблюдается своеобразный физиологический половой диморфизм, выражающийся в том, что самцы и самки одного и того же вида Copepoda могут в разной степени инвазироваться онкосферами лентецов. Это наблюдается, например, по отношению к T. lucii у самок (которые в большей степени подвержены инвазии) и самцов Diaptomus gracilis. Необходимо учитывать это явление в дальнейших экспериментах.

Учитывая, что система «паразит — хозяин», в которой хозяин играет по отношению к паразиту роль среды первого порядка, не изолирована от внешней среды, являющейся для паразита средой второго порядка, а, наоборот, находится с ней в связи и единстве, вполне допустимо предположить, что система эта и оба ее звена зависят в известной степени от изменений факторов внешней среды. Мы не можем еще с уверенностью сказать, что данный хозяин — циклоп — принадлежит к четвертой или пятой группе в зависимости, например, от температуры среды, что его принадлежность к той или иной группе с ней связана, но некоторые колебания интенсивности инвазии в связи с изменением температуры в культуре мы уже наблюдали.

Необходимо также проверить, как ведут себя по отношению к паразитам главные или вспомогательные промежуточные хозяева, экологически обособленные, происходящие из неодинаковой среды, особенно из такой, где в течение длительного периода невозможен был нормальный контакт с данным паразитом. При этом могут быть выявлены факты, имеющие отношение к понятиям первичного и вторичного иммунитета.

Мы убеждены, что развитие цестод, с которыми мы работаем, имеет стадийный характер. Действительно, чем объяснить факт остановки развития онкосферы в несоответствующем хозяине, как не тем, что стадийные потребности личинок не могут быть удовлетворены в этой среде и что, живя довольно долго в полости тела циклопа (иногда больше месяца) и даже значительно увеличиваясь в объеме, они не превращаются в процеркоиды, а следовательно, не могут обеспечить дальнейшего развития? Как иначе, не с точки зрения стадийности развития, объяснить невозможность перехода личинок в следующую фазу развития (например, от онкосферы к процеркоиду, от процеркоида к плероцеркоиду) без удовлетворения назревающих, вполне определенных, иногда очень специфических требований этих фаз, связанных обычно со сменой хозяев?

К этой же категории явлений относится, как нам кажется, факт, подмеченный В. А. Потемкиной, что на 20-й день пребывания в циклопе вполне морфологически сформулированная церкоциста Drepanidotaenia lanceolata

все же еще не инвазионна и что способность инвазирования окончательного хозяина (гуся) появляется у нее только на 30-й день, причем заметных морфологических изменений за последние 10 дней у нее уже нет.

Нам кажется очень удачным определение Р. С. Шульцем и Э. А. Давтяном инвазионности личинок паразитов, которую они рассматривают как «стадийную готовность к успешному заражению хозяина (или последующего хозяина)». Целый ряд фактов указывает именно на то, что инвазионность нельзя вполне отождествлять с морфологическими свойствами определенных фаз паразитов.

Научной сотрудницей нашей лаборатории А. Гуттовой было замечено, что если корацидии T. lucii (или же яйца, из которых они вылупились) заморозить на короткое время во льду, то после перевода их в комнатную температуру вполне жизнеспособные и подвижные корацидии теряют свою инвазионность по отношению к обычным хозяевам. При этом контрольное заражение нормальными корацидиями не только особей того же вида промежуточного хозяина, но даже тех самых особей, которые перед тем, несколькими часами раньше, переваривали предварительно замороженных, но «оживших» личинок, исключает всякую ошибку. Можно предположить, что предварительно подмороженные личинки погибают в кишечнике хозяина вследствие повреждения ледяными кристаллами мускульного аппарата их эмбриональных крючьев, описанного мною в 1933 г. Но это предположение опровергают непосредственные наблюдения онкосфер в кишечнике циклопа (их эмбриональные крючья находятся в движении), равно как и то, что те же личинки через день-два пребывания в комнатной температуре снова становятся способными к заражению хозяев, инвазионными. Дальнейшие исследования проводятся сейчас в нашей лаборатории.

Анализируя формы хозяинно-паразитных отношений, необходимо также принимать во внимание внутривидовые отношения в популяции паразитов одного вида, равно как и межвидовые отношения между паразитами в смешанных популяциях различных видов паразитов, пребывающих в одном и том же хозяине.

Нами сейчас начаты работы по изучению межвидовых отношений личиночных форм паразитов. Пока что удалось, например, отметить, что почти одновременная (с разницей в 1—2 дня) коинвазия онкосфер T. lucii и Drepanidotaenia lanceolata вполне возможна в условиях эксперимента. Мы продолжаем разрабатывать этот вопрос, принимая во внимание различные формы и сроки коинвазий. Что касается внутривидовых отношений в популяциях паразитов из одного хозяина, то этот вопрос прежде всего трактует работа акад. Е. Н. Павловского и В. Г. Гнездилова, посвященная переживаемости лентеца широкого при различной интенсивности инвазии собак плероцеркоидами этого червя.

Работая с популяциями процеркоидов T. lucii в главном промежуточном хозяине (пятая группа), я пришел к аналогичным выводам. Перенаселенность популяций не приводит никогда к гибели отдельных особей — процеркоидов; в то же время циклопы очень хорошо выносят перенаселенность их полости тела популяциями паразитов. Однако в популяциях, отличающихся большой численностью, замечается неравномерность роста и развития отдельных особей. Часть из них задерживается в своем развитии и росте, не теряя, однако, возможности «догнать» в развитии особей, развивающихся более или менее нормально. При сильной перенаселенности наблюдается формирование определенного числа, а потом и большинства процеркоидов, отличающихся всеми типическими морфологическими признаками этой личиночной формы, но значительно меньших — иногда почти вдвое,— чем нормальные. Доказана также возможность дополнительных инвазий личинок того же вида, причем сложившаяся таким путем смешанная, разновозрастная популяция развивается в общем так же, как популяция одного возраста.

Следует, кстати, заметить, что эти наблюдения мы могли провести

благодаря введенному нами методу индивидуальных культур хозяев. Зараженные Copepoda помещались поодиночке в микроаквариумы. Их можно было многократно осматривать под микроскопом (что они легко переносят при осторожном обращении) и последовательно изучать явления, происходящие в полости их тела. Нам кажется, что этот метод может принести известную пользу. Применяя метод индивидуальных культур хозяев, можно, например, изучать развитие отдельных, индивидуально отличимых по своему виду или локализации личинок паразитов день за днем и даже час за часом. Этим путем можно выяснить многие вопросы их развития и морфологических преобразований, которые до сих пор решались главным образом путем суммарных наблюдений разных особей и их сопоставления. Из наблюдений над внутривидовыми отношениями особей в однородных популяциях личинок цестод необходимо сделать соответствующие выводы относительно методов исследования хозяинно-паразитных отношений. Фактор взаимодействия особей одновидовых популяций, особенно в случае перенаселенности хозяина, необходимо учитывать при характеристике системы «паразит — хозяин». Так, например, в отношении T. lucii нами было показано, что присутствие четырех-пяти личинок в полости тела главного промежуточного хозяина не влияет заметно на их рост и развитие, которое в общем протекает так же, как в случае присутствия одного-двух процеркоидов. Бо́льшую популяцию уже можно считать в известной степени перенаселенной и учитывать не только отношения «паразит — хозяин», но и отношения «паразит — паразит». Только в этом случае можно будет избежать ошибок, причисляя, например, определенных промежуточных хозяев цестод к той или иной паразитологической группе или делая выводы о процессе их развития в хозяевах и его темпах.

Мне кажется, что из всего вышеизложенного можно сделать общий вывод. В области хозяинно-паразитных отношений, как это видно на примере некоторых цестод и их первых промежуточных хозяев, несмотря на уже достигнутые результаты, обрисовывающие, так сказать, контуры этой сложной картины и открывающие нам существование диалектической связи и взаимозависимости между хозяевами и паразитами, особями паразитов одного вида и всеми особями одних и тех же или различных видов, составляющими паразитоценоз хозяина, есть много еще не решенных вопросов. Их дальнейшая разработка может привести к интересным общебиологическим и паразитологическим выводам, а следовательно, и оказать помощь практической деятельности человека, направленной на борьбу с вредными паразитами людей и домашних животных.

Литература

Дубинина М. Н., 1950. Новые данные по морфологии и биологии представителей рода Ligula, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 2.

Павловский Е. Н., Гнездилов В. Г., 1950. Выживаемость лентецов при различной интенсивности заражения ими собак, Чтения памяти Н. А. Холодковского, Изд-во АН СССР.

Потемкина В. А., 1933. Изучение диагностики гименолепидоза гусей и биология его возбудителей, Тр. Всесоюз. ин-та гельминтол., т. III.

Шульц Р. С. и Давтян Э. А., 1954. О формах хозяинно-паразитных отношений в гельминтологии, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 6.

Janicki C. (avec F. Rosen), 1917. Le cycle évolutif du Dibothriocephalus latus, Bull. de la Soc. Neuchat. des sc. nat., vol. 42.

Michajłow W., 1932. Les adaptations graduelles des Copepodes comme premiers hôtes intermédiaires de Triaenophorus nodulosus Pall., Ann. de Parasitol., t. X, No 4.— 1932 a. Triaenophorus crassus Forel (= T. robustus Olssen) et son developement, там же, t. X, No 3.—1933. Les stades larvaires de Triaenophorus nodulosus (Pall.). I. Le coracidium, там же, t. XI, No 5.—1951. «Stadialność» rozwoju niektórych tasiemców (Cestoda), Ann. UMCS, Lublin, vol. VI, 3.—1953. O stosunkach wewnątrzogatunkowych w populacjach procerkoidów Triaenophorus lucii (Müll.), Acta Parasitol. Pol., vol. 1, Fasc. 1.

Michajłow W., Wierzbicka M., 1935. Sur quelques Copepodes constituant les premiers hôtes intermédiaires de Diphyllobothrium latum L., Arch. Hydrob. i Ryb. t. IX.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ПАРАЗИТИЧЕСКОЙ ФАУНОЙ И БАКТЕРИАЛЬНОЙ ФЛОРОЙ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА

ВИТОЛЬД СТЕФАНСКИ

Польская Академия наук (Варшава)

При исследованиях паразитов до сих пор уделялось недостаточное внимание взаимоотношениям между внутренними паразитами животных и бактериальной флорой.

Однако уже на основании существующих, пока еще недостаточных, исследований можно предположить, что взаимоотношения между этими биоценозами довольно тесны и для организма небезразличны. В последнее время выдвигается даже предположение, что между данными биоценозами среды первого порядка, каковой является организм хозяина, устанавливается определенная степень зависимости, ведущая либо к их тесному сожительству, либо к гибели паразита, а в некоторых случаях — бактерий. Например, по Либману (Liebman, 1953) Giardia intestinalis развивается в большом количестве у человека только тогда, когда в тонких кишках находится одновременно Escherichia coli.

Судя по работам Смайса (Smyth, 1943), плероцеркоиды Ligula, воспитываемые in vitro, требуют для своего развития наличия в культуре определенных бактерий. Можно предположить, что некоторые второстепенные продукты обмена веществ этих микроорганизмов необходимы для полного развития червя,

В свою очередь наличие паразитов может влиять на состав бактериальной флоры хозяина. Так, Бекер (Becker, 1926) утверждает, что Escherichia coli встречается чаще в желудке людей, у которых паразитирует Diphyllobothrium latum, чем у людей, у которых этот паразит отсутствует.

Понятно, что зависимость между паразитами и бактериальной флорой выявляется наиболее ярко в пищеварительном тракте, тогда как влияние бактериальной флоры, например, на паразитов крови может быть только косвенным. Мне кажется также, что паразиты, пища которых непосредственно зависит от содержимого пищеварительного тракта, более тесно связаны с жизнедеятельностью бактерий. Можно предположить, что влияние бактерий на кровососущих Ancylostoma или на Nippostrongylus muris, пищей которого является ткань хозяина, гораздо меньше, чем их влияние на аскарид или лентецов.

Предполагают, что влияние бактериальной флоры на паразитов пищеварительного тракта связано главным образом с наличием витаминов, синтезированных бактериями. Судя по анализам, впрочем, не всегда дающим одинаковые результаты, потребление глистами витаминов довольно значительно. Не вдаваясь в подробности, напомним, что в состав тканей Fasciola hepatica, Moniezia benedeni, Ascaris lumbricoides и Nippostrongylus muris входят тиамин, никотиновая кислота, пантотеновая кислота и рибофлавин в количестве несколько меньшем, чем в печени хозяев, зато пиродинсина в тканях паразита обнаружено больше. Витамин С обнаружен в мускулах, в половой системе, в пищевом тракте Parascaris equorum

и в клетках кишечника Toxocara canis, у Opisthoglyphe ranae и Fasciola hepatica этот витамин обнаружен в стенках экскреторной системы.

Современные методы еще слишком несовершенны и, следовательно, не дают возможности сделать точные выводы. Но, во всяком случае, мы уже теперь вправе утверждать, что паразитические черви пищеварительного тракта накапливают в своих тканях значительное количество витаминов.

Классическим примером ассимиляции витамина служит ленточный червь Diphyllobothrium latum, который накапливает в своих тканях такое громадное количество витамина B_{12}, что, будучи высушенным и использованным при лечении пернициозной анемии, он оказывает на больных такое же действие, как чистый препарат B_{12} (Бонсдорф и др.). Из этого следует, что главной причиной anemia perniciosa dibothriocephalica является абсорбция громадного количества этого витамина, синтезируемого главным образом Escherichia coli.

Наши сведения об источнике обеспечения глистов витаминами далеко еще не полны. В настоящее время господствует мнение, что главным источником синтеза витаминов является бактериальная флора. У физиологически нормального хозяина на протяжении всего пищеварительного тракта имеется специфическая бактериальная флора, способная синтетизировать витамины. У жвачных самый интенсивный синтез имеет место в рубце, а у крысы и у человека — в слепой кишке. Некоторые ученые предполагают, что каждому участку пищеварительного тракта свойственна специфическая бактериальная флора, нормальная жизнедеятельность которой возможна только в определенном его участке.

Это предположение грешит односторонностью. Мы знаем, например, что у здоровых овец Escherichia coli имеются главным образом в ободочной и прямой кишке, тогда как у больных овец эти бактерии встречаются в двенадцатиперстной кишке и в желчном пузыре. Известно также, что синтез витаминов происходит не только в слепой, но и в тонкой кишке. В настоящее время изучено действие некоторых антибиотиков, которые уничтожают бактериальную флору кишечника; установлено, например, стерилизующее действие стрептомицина, который уничтожает, в частности, Escherichia coli. Вместе с тем известно, что лечебное действие определенной диеты заключается главным образом в изменении бактериальной флоры, что может отразиться на паразитическом биоценозе. Примером могут послужить наблюдения Хегнера (Hegner, 1937) над влиянием белковой и углеводной диеты на паразитических Flagellata крыс. Оказалось, что под влиянием белковой диеты количество Flagellata значительно снижается. Эти результаты связаны с изменением pH, что влияет на качество и количество бактериальной флоры, а это, в свою очередь, сказывается на паразитической фауне. Рид (Read, 1950) доказал, что большие приемы лактозы изменяют pH и оксиредукционный потенциал содержимого кишечника, что влияет на скорость опорожнения кишечника и синтез витаминов с участием бактерий. Все эти факторы имеют большое значение для паразитического биоценоза. Этим, повидимому, объясняются некоторые удачные эксперименты заражения хозяев неспецифическими паразитами; Вестфал (Westphal, 1939), например, с успехом заразил кролика Balantidium coli после изменения диеты. Мнение Либмана (1953), что для млекопитающих самым опасным периодом является переход сосуна на нормальную диету, является совершенно справедливым, так как в это время бактериальная флора, состоящая главным образом из Lactobacillus bifidus, сменяется флорой, свойственной взрослому животному. Именно в этом периоде организм хозяина является наиболее восприимчивым к заражению паразитами.

Выше уже было указано, что влияние бактерий на состав паразитической фауны осуществляется главным образом посредством синтезированных витаминов. О других факторах, несомненно, тоже важных, мы знаем очень мало. Только в последнее время обращено внимание на среду, на-

ходящуюся в непосредственной близости от слизистой оболочки, которая отличается по своим физико-химическим свойствам от среды просвета кишечника (Read, 1950). Различна, например, валентность pH (Robinson, 1935) и различен состав газов. Роджерс (Rogers, 1949) нашел, что давление кислорода непосредственно вблизи слизистой оболочки равно 4,0—12,7 мм, тогда как в самом просвете кишечника он вообще не обнаружил кислорода. Это явление не может не иметь влияния на распространение бактериальной флоры. Большая часть CO_2 в просвете кишечника является продуктом метаболизма бактерий (Brand a. John, 1942). Из этого следует, что паразиты, нуждающиеся в кислороде, находятся непосредственно вблизи слизистой оболочки. Анализ среды первого порядка, т. е. анализ условий, в которых живут паразиты, может быть темой отдельного сообщения. В настоящей статье мы хотим привлечь внимание к другой стороне соотношений между биоценозом гельминтов и бактериальной флорой.

Господствует мнение, что, повреждая слизистую оболочку кишечника или кожные покровы, паразиты открывают путь бактериям, которые таким образом проникают вглубь организма. С этим взглядом мы встречаемся во всех учебниках патологии и инвазионных болезней. Однако данная проблема несравненно сложнее, и гипотеза о том, что паразиты «открывают путь бактериям», основывается скорее на теоретических предпосылках, чем на экспериментально установленных фактах. В самом деле, мы можем привести только немногие исследования, подтверждающие связь между повреждением слизистой оболочки паразитами и инвазией бактерий вглубь организма. С другой стороны, мы знаем, что почти все сельскохозяйственные и дикие животные заражены паразитами, часто в огромном количестве, повреждающими слизистую оболочку. В этих условиях следовало бы ожидать развития септицемии как следствия инвазии гельминтов. Однако на самом деле такие случаи наблюдаются сравнительно редко. Брумпт (1949) в последнем издании своего учебника замечает по этому поводу следующее: «Однако мы должны констатировать, что проникновение патогенных бактерий через кожу или стенки кишечника является явлением исключительным, что определяется антагонистическим действием секретов гельминтов».

Тейлор (Taylor, 1935) озаглавил свою экспериментальную работу по данному вопросу так: «Способствуют ли нематоды бактериальной инвазии путем повреждения стенки пищеварительного тракта?» В заключении работы автор пишет следующее: «Кажется весьма вероятным, что повреждения стенок кишечника паразитическими червями не имеют, как правило, большого значения в переносе вглубь организма бактерий из кишечника». Это заключение автор обосновывает рядом экспериментов, проведенных над паразитами кролика — Graphidium strigosum и Trichostrongylus retortaeformis. Первый является паразитом желудка и, питаясь кровью, наносит значительные повреждения слизистой оболочке. Примечательно, что при этом не возникает воспалительной реакции. Другая нематода является паразитом тонкой кишки. Тейлор заражал кроликов личинками Graphidium strigosum, а спустя 15 дней вливал при помощи зонда 0,1 мм³ культуры Bacillus suipestifer. Хотя в желудке некоторых кроликов он находил до нескольких сотен нематод, кролики не заболевали. Равным образом заражение кроликов личинками Trichostrongylus retortaeformis одновременно с введением культуры Bacillus suipestifer дало отрицательный результат.

Жуае и Бэр (Joyeux et Baer,1929) при экспериментах над реинкапсуляцией плероцеркоида Diphyllobothrium latum с удивлением убедились, что при проникновении этой сравнительно большой личинки через стенку кишки бактерии в брюшную полость не заносятся. Шорт, Кэмпбелл и Лал (Short, Campbell a. Lal, 1933) безуспешно пробовали заражать хомяков (27 экз.) Kala-azar, скармливая им одновременно личинок Ancylostoma. Карнэ и Росс (Carne et Ross, 1932) скармливали ягнятам личинок Oeso-

phagostomum columbianum, одновременно вводя культуру Bacillus Preiss Nocard. Авторы не констатировали никакой зависимости между проникновением в организм личинок нематод и переносом бактерий.

Наконец, Н. Л. Гербильский (1946) заразил 25 белых мышей яйцами свиной аскариды и через определенное время сделал посевы из печени, селезенки и крови. Посевы, сделанные из тканей подопытных мышей, точно так же как из тканей контрольных мышей, оказались стерильными. Автор делает справедливое заключение о том, что мигрирующие личинки не способствуют проникновению вглубь тела бактерий, нормально живущих в кишечнике. Однако тот же автор (а до него Подъяпольская и Дедова), скармливая мышам яйца свиной аскариды и культуру Bacterium enteritidis в субинфекционной дозе, получил меньший процент смертности мышей при введении одной культуры, чем при скармливании культуры вместе с яйцами аскарид. В данном опыте Н. Л. Гербильский получал культуры этих бактерий не только из печени и селезенки, но также из крови. Заслуживает внимания тот факт, что только субинфекционная доза бактерий (20 млн.!) может привести к инфекции внутренних органов мышей, тогда как меньшая доза (10 млн.) не вызывает этого явления.

В работе, результаты которой еще не опубликованы, я использовал для экспериментов культуру возбудителя рожи свиней — Erysipelothris rhusiopathiae. Известно, что основными воротами для внедрения этой инфекции считается кожа. В предварительных экспериментах мы убедились, что септицемия при заражении per os зависит в значительной степени от концентрации палочки. Например, односуточная культура палочки в дозе 0,1 мл убивает довольно значительный процент мышей, тогда как эта же культура, разбавленная бульоном наполовину и даваемая per os, почти безвредна. Скармливая во многих опытах мышам одновременно с культурой яйца свиной аскариды, мы не заметили никакой разницы между смертностью этих мышей и мышей контрольных. Опыты с мышами, инвазированными кокцидиями, привели к тому же результату. В обоих экспериментах ворота для инфекции были паразитами открыты, но патогенные микробы все же не смогли проникнуть вглубь организма.

Что касается обыкновенной бактериальной флоры пищеварительного тракта, то надо полагать, что ее проникновению вглубь организма препятствует целый комплекс защитных факторов, которые выработались эволюционным путем в период сожительства этой флоры с организмом хозяина. Очевидно, на месте повреждения слизистой оболочки кишечника паразитом и даже на месте прободения ее личинками нематод образуется защитный вал, мешающий проникновению бактерий вглубь организма.

Для подтверждения положения (несомненно, высказанного в упрощенной форме) о том, что паразиты открывают путь бактериям, обычно цитируют работу Вайнберга (Weinberg, 1907). Однако этот автор сам утверждает, что личинки гельминтов, проходя сквозь стенки кишечника, обычно освобождаются от микробов, так как последние уничтожаются фагоцитами в том месте, где происходит проникновение. В то же время Вайнберг находил гнойную жидкость в цистах, содержащих личинок конских стронгилид и покрытых цельной оболочкой. По мнению автора, бактерии могли попасть в них только вместе с личинками. В гнойной жидкости Вайнберг нашел много грамположительных бактерий. Из 56 подперитонеальных цист, содержащих личинок стронгилид, в 13 присутствовали бактерии. Степень инфекции может колебаться: например, в одном случае из 24 цист гельминтов только три дали положительный посев. Автор хотел показать, что в некоторых, точнее не определенных условиях мигрирующие личинки червей могут способствовать проникновению микроорганизмов в полость тела хозяина. Ниже приведем примеры, подтверждающие это положение. Нужно, однако, заметить, что и в случаях, описанных Вайнбергом, не говорится о бактериемии. Однако Бассет и Мулен (Bassett et Moulin, 1933) приводят случаи септицемии гельминтозного происхож-

дения у молодых мулов, среди которых смертность доходила до 30%. В этих случаях авторы находили у основания комков слизистой оболочки, торчащих в ротовом мешочке стронгилид, массовые культуры Escherichia coli, Bacterium viscosum и др. Бактерии эти проникали и в печень.

Нам известно сейчас довольно много случаев гнойного воспаления ткани хозяина, поврежденной паразитом. Примеры этого имеются для паразитов рода Oesophagostomum, личинки которых до достижения половой зрелости живут в слизистой оболочке толстой кишки. Опухоли, в которых находятся эти паразиты, иногда имеют гнойный характер. Это же явление гнойного воспаления мы находим в некоторых зернистостях, содержащих личинок нематод семейства Trichoneminae. Подкожные капсулы, в которых живут личинки Hypoderma sp., обычно содержат гнойную жидкость; возможно, однако, что она стерильна.

В Отделении паразитологии Государственного института ветеринарии мы наблюдали молодые формы Paramphistomum cervi в малых гнойных опухолях тонкой кишки; Drascheia megastoma живет в гнойных опухолях желудка лошади и т. п. К сожалению, мы не всегда знаем, имеет ли абсцесс бактериальное происхождение. Однако нам известно неизмеримо большее число паразитов, которые, поражая в той или иной степени слизистую оболочку, не вызывают проникновения бактерий через поврежденную ткань. Достаточно привести в пример глистов разнообразных позвоночных — остриц, власоглавок, многочисленных лентецов и трематод и даже Acanthocephala, вооруженных крючьями. Эти паразиты, прикрепляясь к слизистой оболочке кишечника, повреждают ее в той или иной степени; однако случаи нагноения, вызванного ими, встречаются редко.

Не следует ли из этого вывод, что вещества, выделяемые или поглощаемые паразитами, губительны для бактерий или бактериостатичны? Интересно, что исследователи думали об этом еще в начале нашего столетия. Однако дело ограничилось несколькими случайными опытами, и только в последние годы были сделаны серьезные попытки выяснить характер действия жидкости схизоцеля глистов на бактерий.

В 1906 г. Джемс и Мандуль (Jammes a. Mandoul) опубликовали заметку под заглавием «Тении и кишечная флора», т. е. поставили вопрос, которому посвящена и моя статья. Авторы исследовали действие водного экстракта лентецов на некоторых бактерий и пришли к следующим выводам: 1) экстракт из лентецов действует бактериостатически, слабее всего на обычную, неспециализированную флору кишечника; 2) на палочку coli экстракт лентецов действует сильнее; 3) сильнее всего экстракт из лентецов действует на патогенных бактерий холеры и Ebertiella coli.

Годом позже Жуае (Joyeux), молодой еще в те времена паразитолог, опубликовал работу, в которой в основном подтвердил результаты, полученные предыдущими авторами, и доказал, что лентецы и сожительствующие с ними обычно бактерии не воздействуют друг на друга отрицательно, а экстракт лентецов не действует губительно на обычную кишечную флору. Этот же самый экстракт, однако, убивает чуждых и болезнетворных бактерий, притом даже бактерий с измененными вследствие неоднократного пассирования биологическими свойствами.

Это же подтвердили Жуае и Бэр в работе 1929 г., посвященной развитию Sparganum ranarum, водный экстракт которого, прибавленный к бульонной питательной среде с посевом содержимого кишечника ужа, действовал губительно на бактерии, так как во время опытов исследователи пользовались личинками, полученными от лягушки. Однако только в 1952 г. Етмар (Jettmar) опубликовал более обширную работу, в которой исследовал исключительно действие жидкости из полости тела паразитических червей на различных бактерий. Не имея возможности детально обсудить в своей статье исследования Етмара, ограничусь кратким резюме их результатов. В опытах автор доказал, что жидкость из полости тела конского глиста сильно и губительно действует на грамположительных

бактерий и их споры, тогда как виды граммотрицательные почти резистентны к действию этой жидкости. Оказалось, что особенно чувствительны к ней бактерии дифтерии, Sarcinae, грамположительные кокки (резистентные даже к пенициллину) и Clostridium. Наконец, опыты на морских свинках доказали, что жидкость из схизоцеля глиста действует, повидимому, профилактически против смертельных доз токсина дифтерии и сибирской язвы.

Эти опыты позволяют с большой уверенностью ответить на поставленный нами вопрос, почему, несмотря на постоянные повреждения слизистой оболочки кишечника прикрепляющимися к ней паразитами, несмотря на происходящие в связи с жизненным циклом многих гельминтов миграции их личинок в организме хозяина, так редко наблюдается бактериемия и даже местное размножение бактерий в местах повреждений. Мы выдвигаем положение: между паразитом и бактериальной флорой, сосуществующими в определенном хозяине, путем эволюционного развития создаются определенные соотношения, результатом которых является взаимная толерантность, а иногда даже взаимосвязь. Заключение это предварительное, ибо основано на не достаточном еще количестве работ. Мы еще не можем объяснить часто наблюдаемое явление, когда даже при инвазии паразита в нормального хозяина обычная бактериальная флора кишечника приобретает патогенные свойства. Предположение об ослаблении в этих случаях местного иммунитета не основано на фактах. Преждевременны будут также теоретические рассуждения на тему о более продолжительных или кратковременных — с филогенетической точки зрения — соотношениях паразита, хозяина и бактериальной флоры, хотя вполне возможно, что более молодой в филогенетическом смысле паразит не успевает создать или же создает лишь слабо действующие вещества, губительные для бактерий или бактериостатические.

Такого рода предположения могут сыграть роль рабочих гипотез при дальнейших исследованиях, тем более, что они составляют только одну из деталей общепринятого в паразитологии положения, что паразиты, лучше приспособленные к хозяину, а следовательно, такие, соотношения которых с хозяином, насколько можно судить, имеют большую давность, как раз причиняют хозяину в общем меньший ущерб. Мы говорили уже об опытах Жуае и Бэра (1929) по реинкапсуляции личинки Diphyllobothrium ranae. Авторы были удивлены тем, что, проникая сквозь стенки кишечника, личинки не вызывают гнойного воспаления. Стоит напомнить по этому поводу об опытах Гайарда (Galliard, 1948) с заражением различных позвоночных личинками Diphyllobothrium mansoni. Как известно, личинки этого лентеца инкапсулируются в организме земноводных, не вызывая гнойного воспаления, тогда как личинки, скармливаемые млекопитающим, являются причиной тяжелых болезненных явлений, например гнойников, срастания плевры в полости тела, легких и околосердечной сумке. Напрашивается вывод, что бактериальная флора этих млекопитающих устойчива к действию выделений Sparganum mansoni.

Мы говорили уже о том, что введение нормальных для данного хозяина микробов вглубь его организма вследствие миграций паразитов или их личинок случается сравнительно редко. Кроме перечисленных выше наблюдений, относящихся к случайному — в известных нам условиях — проникновению микроорганизмов, приведем иные, отличающиеся некоторой закономерностью и постоянством. Так, например, повреждения толстой кишки человека Entamoeba histolytica связаны обычно с осложнениями, вызванными бактериями, которые могут иногда проникнуть даже в печень. Часто случается, что бактерии проникают вглубь тканей организма, раздражаемых мигрирующими яйцами Schistosoma haematobium, вооруженными шипами. Миграции молодых печеночных двуусток могут вводить вглубь организма пассивных перед тем анаэробных бактерий Clostridium oedematicus, вызывающих опасную болезнь овец («Black dis-

ease»). Глесер и Вейтцнер (Glässer u. Weitzner, 1948) утверждают, что 1,2—1,6% скота, зараженного печеночной двуусткой, являются носителями Salmonella enteritidis.

В последнее время советские ученые уделяли этой проблеме много внимания. В статье В. П. Подъяпольской «Гельминтозы и инфекции» (1954) дан обзор работ советских гельминтологов, которые пришли к выводу, что инвазия глистов имеет большое влияние на течение разных болезней человека, особенно дезинтерии. К сожалению, эти работы мне мало известны.

Из опытов Бевериджа (Beveridge, 1934) следует, что нанесение кисточкой инвазионных личинок Strongyloides papillosus на кожу овец, между их пальцами, одновременно с культурой Bacillus necrophorus вызывает обычно panaricium.

В последнее время становится очевидным факт, что паразитические черви могут играть определенную роль в переносе вирусов. Классическим примером явлений этого порядка служит перенос легочными червями инфлюэнцы свиней, родственной инфлюэнце человека. Прекрасные исследования Шопа (Shope, 1943) доказали, что эти черви (Metastrongylidae) являются одновременно резервуаром вируса. Напомню, что данная болезнь передается через дождевого червя. Как известно, в развитии легочных червей свиней дождевой червь играет роль промежуточного хозяина. Личинок легочных червей, вылупляющихся в фекалиях свиней из яиц, зараженных вирусом, поедают дождевые черви, в которых личинки развиваются до стадии инвазийности. Шоп доказал, что вирус инфлюэнцы может жить в личинках этих нематод свыше 32 месяцев. Свиньи заражаются, пожирая дождевых червей. Факторами, провоцирующими болезнь, являются чаще всего присутствие Haemophilus influenzae suis, а также плохие погодные условия (поздняя осень). Заражение свиней вирусом инфлюэнцы может происходить и без участия червей; последние играют, однако, в этиологии болезни серьезную роль, в качестве же резервуара вируса — главную. Я думаю, что по типу переноса вируса паразитическими червями мы можем данную инфекцию включить в категорию трансмиссивных болезней (переносимых насекомыми), установленную известным советским паразитологом акад. Е. Н. Павловским. Мне кажется, что, несмотря на принадлежность переносчиков к различным группам (насекомые и черви), сущность явления тут одна и та же.

В категорию трансмиссивных заболеваний я бы включил и «black head», иначе — «черноголовку» индюков. Этиологическим фактором являются тут, как известно, простейшие — Histomonas meleagridis (по мнению некоторых исследователей, грибы), которыми заражается паразитирующая в слепых отростках индюка нематода Heterakis gallinae. В яйцах этого паразита, покрытых толстой скорлупой, возбудитель может быть в течение долгого времени. Индюки могут заражаться этими простейшими и непосредственно, однако вследствие того, что во внешней среде возбудитель скоро погибает, главную роль в распространении «черноголовки» играет паразитическая нематода.

Наконец, в 1953 г. Филип, Хэдлау и Ючес (Philip, Hadlow, Hughes) доказали, что так называемая Salmon poisoning disease, являющаяся смертельной для собак на среднем побережье США, этиологическим возбудителем которой считается Neorickettsia helminthica, передается посредством трематоды Troglotrema salmincola. В цикле этого паразита имеются два промежуточных хозяина — улитки из рода Goniobasis и рыбы из семейства лососевых, в которых инцистируются метацеркарии трематоды. Необходимо подчеркнуть, что, согласно вышеупомянутым авторам, Troglotrema salmincola является обязательным промежуточным хозяином при переносе возбудителя этого заболевания.

Подтверждения требуют исследования Штейна, Люкера, Остена и Гошенура (Stein, Lucker, Osten et Gouchenour; 1939) о роли эндопара-

зитов в передаче инфекционной анемии лошадей. Авторы указывают, что экстракт из предварительно промытых стронгилид лошадей, болеющих инфекционной анемией, введенный здоровым лошадям, вызывает симптомы этой болезни. Вирус анемии находится внутри гельминтов, так как промывная жидкость, инъицированная здоровым лошадям, не вызывает болезни.

Пристального внимания заслуживают, наконец, многочисленные работы по изучению взаимозависимости миграций личинок паразитических червей и нейротропными вирусами. Нужно подчеркнуть, что доказательность этих работ оставляет еще желать многого. По статистике Тыкаца (Tykac, 1947), на 135 фермах, где отмечена тешинская болезнь, 85,2% свиней было заражено гельминтами, в то же время на 58 фермах, где болезни не было, гельминтозы свиней не достигали 50%. Интересна концепция Гонзалеса (Gonzalez, 1950), впрочем, основанная на узком экспериментальном материале, из которой следует возможность передачи вируса полиомиелита паразитическими червями; в работе того же автора при участии Монтальво (Montalvo, 1952) сказано о возможности передачи этого вируса также острицами. Это предположение опровергает Мырна (Myrna, 1954), который исследовал 252 больных, страдающих болезнью Гейне — Медина, причем только 20% были носителями остриц.

Необходимо, конечно, продолжать исследования в этом направлении. Ведь действительно подтверждается, что миграции личинок глистов и других червей в центральную нервную систему и в глаза происходят значительно чаще, чем предполагалось до сих пор. Обнаружение этих мелких блуждающих личинок связано, однако, с большими трудностями. На это указывают Ботман и Вульф (Beautman et Woolf, 1951), описывая случай нахождения личинок глиста в срезах мозга 6-летней девочки с симптомами полиомиелита, а также Юнес и Шого (Junes et Shoho, 1952). Особое внимание привлекают те работы, которые подтверждены доступным исследованию материалом из области сравнительной патологии. Большое значение имеют материалы авторов для выводов, относящихся к медицинской неврологии.

На Дальнем Востоке, особенно в Японии и Корее, широко распространена эпизоотия молодых животных, сопровождающаяся симптомами паралича; ее называют мозгоцеребральным сетариозом эпизоотического характера, так как переносчиками болезни являются личинки Setaria digitata, в свою очередь переносимые насекомыми. Главным хозяином этой нематоды является крупный рогатый скот. Если, однако, личинки этих нематод попадают при посредстве сосущих насекомых в других хозяев, например в козу, лошадь или овцу, то они мигрируют в головной или спинной мозг, производя там глубокие изменения в виде очагов размягчения или пористости.

Я не могу более подробно развить свою мысль, думается, однако, что даже из этого краткого сопоставления результатов исследований можно сделать вывод об определенной и тесной взаимосвязи гельминтофауны и микроорганизмов. Необходимы дальнейшие исследования в этом направлении, имеющие целью охрану здоровья человека и домашних животных и одновременно ведущие к вскрытию диалектического единства, объединяющего все биологические явления.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

ОБЗОР ПОЛЬСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ТОКСОПЛАЗМОЗУ

ЗБИГНЕВ КОЗАР

Морской медицинский институт (Гданьск — Польша)

Как видно из многочисленных исследований, проведенных за последние 15, а вернее 10 лет, заражения токсоплазмой встречаются довольно часто почти на всем земном шаре как у людей, так и у домашних и диких животных. Известный процент заражений ведет к клинически распознаваемым симптомам болезни, иногда легкой, а иногда и тяжелой, кончающейся часто смертью, в особенности у маленьких детей, новорожденных и плодов in utero. Изучение токсоплазмоза, которое выяснило много до сих пор этиологически неясных клинических комплексов, является одним из самых важных достижений медицинской паразитологии последнего времени. Задача этой статьи — изложение результатов польских исследований по токсоплазмозу.

В нашей научной литературе появились уже 34 публикации по токсоплазмозу, разрабатывающие биологические, морфологические, диагностические, иммунологические и эпидемиологические проблемы, а также вопросы клиники и патологии токсоплазмоза. В своей статье я освещу главным образом исследования, проведенные в Морском медицинском институте в Гданьске, в которых я участвовал, а также сообщу свои собственные взгляды, не во всем согласные с мнениями других.

В первых двух польских трудах — Канабусовой (J. Kanabusowa, 1949) и Вильк-Вильчиньской (I. Wilk-Wilczyńska, 1949) упоминается о двух случаях врожденного токсоплазмоза у детей, прослеженных в клиниках в Варшаве и Лодзи и распознанных на основании характерных клинических симптомов при помощи реакции связывания комплемента с антигеном, полученным из-за границы. В 1951 г. Дембиньска и Куровска (L. Dembińska-Widy, A. Kurowska-Taylorowa, 1951) описали два таких случая из детской клиники в Познани.

Более основательные исследования по токсоплазмозу стали возможными только в 1950 г., когда нами были привезены в Гданьск первые штаммы паразита, что создало возможность применения всех известных иммуно-диагностических реакций и проведения экспериментальных исследований.

Часть работ направлена на изучение биологии и морфологии паразита. Первая моя работа по этому вопросу, совместная с Гиршлеровой, опубликована была в 1952 г. (Z. Hirschlerowa, Z. Kozar, 1952), дальнейшие сообщения о наших наблюдениях находятся в печати. Работаем мы с классическим штаммом RH. Мы показали, что токсоплазмы — это почти исключительно внутриклеточные паразиты, а наблюдаемые иногда в препаратах свободно лежащие формы являются чаще всего следствием разрыва клеток, вызванного неосторожным приготовлением мазка и фиксацией. Внутри клетки хозяина токсоплазмы размножаются путем многократного деления. Нам кажется, что при последующих делениях вид паразита несколько изменяется и круглые формы превращаются в продолговатые, как бы полулунные. Часто наблюдаются группы паразитов, отчетливо выделяющиеся в протоплазме клетки хозяина.

Деление токсоплазм происходит очень быстро и, по общему мнению, по продольной оси. Благодаря применению специального красителя — алкогольного гематеина (метод Гиршлера — Добеля) мы имели возможность наблюдать у токсоплазм сперва поперечное деление с быстрым поворотом оси продольного деления. Брингман и Гольц по своей первой работе с электронным микроскопом также составили себе впечатление о якобы поперечном делении, но потом отказались от этого и присоединились к общему мнению. Этот вопрос весьма важен — хотя бы в отношении классификации паразитов.

В нашей работе мы указывали на наличие протоплазматических отростков, обнаруженных нами на некоторых стадиях деления паразита. Шмидт и Гольц (1953), равно как и Гольц и Альбрехт (1953), в результате своих исследований при помощи электронного микроскопа отрицают существование жгутиков или отростков, а Гольц (1953) утверждает, что их путают с ниточками слизи. Не думаю, что этот вопрос уже окончательно решен. Наше мнение подтверждается наблюдениями Кросса и Пекарского. Протоплазматические отростки не проявляются во всех стадиях деления, они обычно обнаруживаются у молодых форм, и возможно, что именно они являются причиной группирования паразитов внутри протоплазмы. Мы, как и Пекарский, наблюдали пучки быстро движущихся паразитов, соединенных отростками, которые высовываются из свежераспавшейся клетки. Возможно, что берлинские авторы наблюдали именно формы, лишенные отростков; кроме того, методика приготовления препаратов для электронного микроскопа может разрушить такие нежные образования.

При наших наблюдениях мы видели также движение паразитов и их активное проникновение в новые клетки. Это вполне подтвердилось при изучении их в культуре ткани с применением микрофильма (Шмидт и Гольц, 1953). Гольц (1953) объясняет это движение только наличием сокращения волоконец в протоплазме, подобно тому, что происходит в спорозоитах малярии.

Морфология и биология токсоплазм известны нам до сих пор недостаточно, да и мнения наши еще противоречивы. Трудно поэтому говорить сейчас о принадлежности токсоплазм к какой-нибудь зоологической группе. Утверждение Вестфаля (1954) о принадлежности токсоплазм к группе Trypanosomidae заключает в себе много правильных аргументов, но вызывает все же сомнение.

Полный цикл развития токсоплазм еще неизвестен. Возможно, что, кроме размножения путем деления надвое, существует еще другой способ их размножения, о чем свидетельствуют прежние наблюдения над мнимой шизогонией. В последнее время мы начали опыты выращивания токсоплазм на культурах ткани in vitro. Применение этого метода, по всей вероятности, даст возможность легче изучать явления, происходящие в живом организме.

Влияние среды на токсоплазмы очень значительно. Проявляется оно даже в изменении формы и размеров паразита. По большей части усиление устойчивости организма хозяина влияет на уменьшение размеров паразитов. Я обнаружил, однако, в других, также неблагоприятных, условиях среды иное явление. Когда я проводил человеческий штамм токсоплазм, адаптированный к мыши, через организм лягушек и вновь пассировал его через мышей, то находил почти всегда более крупных, как бы разбухших паразитов на разных стадиях кариокинеза. Такой же эффект я получил при содержании паразитов in vitro несколько дней при комнатной температуре, т. е. также в неблагоприятных условиях. Паразиты, введенные обратно в организм восприимчивого и мало устойчивого хозяина, размножаются интенсивно и увеличиваются в размерах.

Несмотря на применение разных способов заражения, повышение окружающей температуры до 37° и. т. д., мне не удалось обнаружить раз-

множения человеческого штамма токсоплазм в организме лягушек Rana esculenta (Z. Kozar, 1952). Таким образом, частично был решен спорный до сих пор вопрос об участии пойкилотермных животных в эпидемиологии токсоплазмоза человека. Вскоре после появления в печати этой работы были опубликованы очень сходные исследования с такими же результатами Шмидта и Гольца (1952) из Берлина, Кутелена и др. (1952) из Франции и Манвеля и др. (1953) из Соединенных Штатов Америки.

По практическим причинам мы должны были сосредоточить внимание на иммуно-диагностических реакциях при токсоплазмозе. Реакцию нейтрализации после нескольких опытов мы оставили, так как самый метод реакции нейтрализации на куриных эмбрионах, по нашему мнению, слишком труден для более широкого применения. Реакцию связывания комплемента мы применяем в разных модификациях. Раньше мы употребляли антигены, приготовленные из оболочек chorion allantois куриных эмбрионов, а теперь чаще берем антигены из брюшного экссудата мышей. Очищения антигена по методу Вестфаля, при помощи ультразвука, мы не применяли. Мы работаем сейчас над другим способом получения антигена — при использовании культуры ткани.

В качестве основного диагностического метода нами применяется реакция с красителем Себина — Фельдмана. В сообщении (совместно с Гиршлеровой), сделанном на IV съезде Польского паразитологического общества и находящемся сейчас в печати, мы показали, что ряд факторов обусловливает удачу опыта. Оказалось, что даже один и тот же штамм паразита в нескольких пассажах может под влиянием неизвестных для нас факторов подвергаться неблагоприятным для реакции изменениям. Нелегко также получается хороший активатор. Даже у испытанных доноров по неизвестным причинам меняются свойства сыворотки. Как эти, так и ряд других факторов создают препятствие для проведения реакции с красителем и вместе с тем делают невозможным ее применение в широком масштабе для диагностики.

Мы заметили, однако, что реакция с красителем представляет собой хороший метод микроскопического исследования иммунологических явлений, происходящих, вероятно, в живом организме, и вместе с тем — метод изучения механизма действия иммунитета. Паразиты, выделенные из экссудата мышей, имеют в большинстве случаев форму апельсиновых долек. Под влиянием иммунной сыворотки поврежденные паразиты делаются более продолговатыми, некоторые из них округляются. Это очень типичное явление. Видимые изменения происходят также во внутренней структуре паразитов. Структура поврежденных паразитов более рыхлая, и в ней отмечается лишь мелкая зернистость. У неизмененных паразитов протоплазма более однородна, имеет плотное строение и более сильно преломляет свет. Подобные изменения также удалось вызвать посредством повышения температуры и воздействия парами эфира. Под влиянием антибиотиков возникают изменения несколько другого порядка.

Это проявляется также в различном сродстве паразитов к сильно щелочной метиленовой синьке. У неповрежденных паразитов протоплазма окрашивается в интенсивно-голубой цвет, причем выявляется крупная зернистость и более светлое поле ядра. Зато протоплазма паразитов поврежденных окрашивается слабо, и в ней наблюдается лишь мелкая зернистость; интенсивно окрашивается лишь хроматин ядра.

Временами появляются средние формы, которые трудно причислить к той или другой группе. Появление их указывает на то, что какой-нибудь из основных факторов реакции не был принят во внимание. Особенно много этих форм появилось у нас в тот период, когда штамм изменил свои свойства через 3 месяца. Мы исследовали также инфекционность паразитов, поврежденных антителами.

Ввиду трудностей, возникающих при массовом применении вышеупомянутых серологических реакций, я детально занялся кожной реакцией

Френкеля в то время, когда она еще не пользовалась признанием. В своей монографической работе я подробно исследовал разные методы приготовления антигена и точно проследил в течение 48 час. кожную реакцию у 1652 лиц. На основании тщательного анализа интенсивности реакции во времени я старался вывести новые критерии реакции. Тест с токсоплазмином является воспалительной аллергической реакцией со сравнительно долгим периодом инкубации, доходящим иногда до 48 час. Таким образом, быстро появляющиеся и исчезающие до истечения 48 час. реакции надо считать неспецифическими. Реакция не проявляется при других инфекциях (малярия, сифилис, туберкулез и т. д.). Высокая согласованность результатов с серологическими реакциями ясно свидетельствует о большой специфичности внутрикожных токсоплазмозных тестов.

Недостатком реакции является невозможность отличить активное действие от скрытого и указать степень или титр иммунитета. По этой причине я применил у 200 человек аллергометрию. Несмотря на недостатки, которые в известных случаях свойственны этой реакции, она удобна, так как сопровождает все изменения клинической картины. Эти наблюдения продолжаются по настоящее время, особенно у женщин, родивших зараженных детей, которых мы наблюдаем на протяжении нескольких лет. Ценность кожной реакции для массовых и частично индивидуальных исследований подчеркивают многие авторы, между прочим Келлер и Вивель (1952), Тальгаммер (1953), Вильдфюр и Гудеман (1954) и т. д.

Для изучения каждого случая я стараюсь всегда проследить так называемую иммунологическую картину больного. Это значит, что по крайней мере три раза — с известными промежутками — проводятся реакции: с красителем, связывания комплемента и внутрикожная с аллергометрией. Результаты этих реакций, все вместе согласованно изменяющиеся, могут уже с большим правдоподобием свидетельствовать о заражении.

Из области эпидемиологических исследований я занимался вместе с Высоцкой и Сикорской (Z. Kozar, F. Wysocka, S. Sikorska, 1952) спорным вопросом о том, возможны ли пероральные заражения токсоплазмой. Внутрижелудочные заражения морских свинок, равно как и изучение действия естественного желудочного сока человека с разной степенью кислотности, показали, что этот путь заражения в природе возможен, хотя ведет к значительному ослаблению возбудителей. Этим можно бы отчасти объяснить более легкое течение процесса приобретенных инфекций по сравнению с врожденными. Последние труды Шмидтке отрицают возможность перорального заражения; мы имеем, однако, много противоположных данных.

Мы не знаем еще точно путей заражения человека в природе. Источником инфекции всегда, вероятно, являются животные. Наблюдения, касающиеся заражения человека от человека, изложенные Кемпом (1950) и Мильцевом (1952), не вполне убедительны. Обстоятельнее изучен механизм врожденных инфекций, а именно переход паразитов от матери к плоду через плаценту.

Некоторые клинические и экспериментальные наблюдения (Гельбрюгге, 1953) свидетельствуют о том, что в течение беременности организм особенно предрасположен к инфекции токсоплазмой; в это же время часто рецидивируют старые латентные заражения. Совместно с С. Сошкой мы стараемся ближе изучить влияющие на это факторы. В не оконченной еще работе обращено внимание на гормональную перестройку организма самки во время беременности. Из нескольких серий опытов, проведенных главным образом на крысах, следует, что среди гормонов, играющих важную роль во время беременности, самое большое влияние на заражение токсоплазмой имеет фолликулин, ускоряющий гибель зараженных животных. Доза гормонов не играет большой роли. Меньшее значение имеют гонадотропины, и почти никакого — лютеин. Это позволяет по аналогии предполагать, что при токсоплазмозе у женщин гормональные фак-

торы также имеют значение. Кривая содержания фолликулина в организме беременной женщины заметно возрастает во второй половине беременности, что совпадает с проведенными до сих пор клиническими наблюдениями, поскольку это касается инфекций токсоплазмой.

В патогенезе таксоплазмоза мы приписываем большую роль явлениям иммунитета. Мы встречались со случаями, когда высокий титр антител свидетельствовал о хорошей защите организма, что проявлялось в очень слабых клинических симптомах. В других случаях замечалось полное отсутствие антител или же только их слабое развитие, и заболевание прогрессировало быстро.

Поэтому мы считаем, что иммунологические реакции при токсоплазмозе являются специфическими и при положительных результатах свидетельствуют о заражении; но и отрицательные не исключают заражения. Это вполне подтверждается Вильдфюром (1954).

Я высказал гипотезу об интеринфекционном иммунитете при заражении токсоплазмой, пытаясь этим объяснить многолетнюю устойчивость антител. Паразиты, заключенные в псевдоцистах, не могут действовать в качестве антигена. Однако вследствие некоторых факторов псевдоцисты иногда разрываются, освобождая паразитов. Тогда либо наступает возобновление процесса болезни, либо паразиты под влиянием старых антител быстро подвергаются локализации и обезвреживанию как псевдоцисты. Этот процесс, однако, является стимулом к образованию свежих антител и увеличению их титра.

Заражения токсоплазмой встречаются в Польше довольно часто, что следует из многочисленных проведенных нами серологических реакций. Кроме того, я исследовал при помощи кожной реакции (Z. Kozar, 1953) 681 здоровых жителей Гданьска в возрасте от 15 до 60 лет. Средний процент положительных результатов равнялся 25. Это согласуется с данными исследований, ведущихся в Чехословакии, Германии, Австрии, Швеции и т. д. Частота заражений возрастает с возрастом исследуемых.

Такого рода эпидемиологические исследования позволяют иногда делать выводы относительно роли токсоплазмоза при некоторых болезнях. Хорошим доказательством могут здесь быть результаты, полученные Френкелем (1948) у больных uveitis, вполне подтвержденные в настоящее время многими глазными врачами.

Я обследовал также группу психически больных с различными диагнозами и с неясной этиологией. У 51,5% из 961 такого пациента я получил положительную токсоплазмозную реакцию, что вдвое превышает процент положительных реакций у здоровых людей. Отдавая себе отчет в сомнениях, которые могут возникнуть при таких исследованиях, я высказал гипотезу, что среди психически больных чаще встречается токсоплазмоз, чем среди здоровых людей, и что именно эта инфекция может быть косвенной или непосредственной причиной их болезни. К тому же заключению пришли недавно Тальгаммер в Вене и Йровец в Праге.

Для хотя бы частичного подтверждения этой гипотезы мы обследовали вместе с психиатрами Длужевским, Длужевской и Ярошевским (1953, 1954) группу из 38 олигофреников разного возраста. Клинические исследования обнаружили во многих случаях наличие в прошлом офтальмоэнцефалопатии с характерными признаками токсоплазмоза. В некоторых случаях был обнаружен характерный клинический комплекс врожденного токсоплазмоза. Больше чем у половины больных эти результаты были подтверждены всеми лабораторными и иммунологическими реакциями. Полученные результаты по-новому освещают этиологию олигофрении, о которой еще недавно было мало известно. Дезкло и Марлон (1950) правильно применили термин psychoembryopathia toxoplasmotica.

В Польше описано довольно много клинических случаев токсоплазмоза. Кроме работ, цитированных в начале статьи, есть сообщения из Щецина (J. Starkiewicz, 1954), из Люблина (S. Mahrburg, F. Wysocka, M. Tusz-

kiewicz, A. Dobrzańska, 1954) и из Варшавы (Dyszy i Majewska, 1954). Пять первых случаев в Гданьске описаны были мною, Высоцкой и Сикорской в 1952 г. Клиническое обследование этих случаев было проведено потом Хаенцкой, Пеловским и Боевой (M. Chajecka-Paszkiewicz, J. Piełowski, E. Bojowa, 1954). О других случаях, из разных районов Польши, распознанных у нас, я сообщил на III съезде польских паразитологов во Вроцлаве (1952) и на IV съезде в Гданьске (1954).

Клинический токсоплазмоз не представляет собой частого явления в Польше, но в каждом центре ежегодно выявляется по крайней мере 20 случаев этого заболевания. Нам встречались типичные картины encephalomyelitis congenitalis, остро протекающие (часто смертельные) и более легкие. Наблюдались состояния так называемых Schoepsom «Defektzustände». К этой группе могли быть также причислены некоторые гормональные расстройства вследствие заболевания токсоплазмозом. Здесь главным образом надо было говорить о повреждении гипофиза и близрасположенных частей мозга. Три таких случая мы описали вместе с Брокманом и Дедюшко (H. Brokman, A. Dziedziusko, Z. Kozar, 1953), один из них — вместе с группой Лауренц, Моон, Бидель. Под нашим наблюдением находится несколько больных, страдающих от заболеваний гипофиза с предполагаемой токсоплазмозной этиологией. На эти вопросы мы обратили внимание одними из первых.

У взрослых людей, заболевших токсоплазмозом, в некоторых случаях наблюдается только увеличение лимфатических узлов; встречаются и очень тяжелые заболевания, как, например, encephalomyelitis toxoplasmotica, осложенный cysticercosis cerebri, который был описан мною вместе с Длужевским, Гиршлеровой и Ярошевским (1953) у психически больного. Наш прижизненный диагноз о двойном заражении подтвердился посмертными исследованиями — в мозгу, кроме старых и обызвествленных финнов (Cysticercus cellulosae), находились типичные рассеянные очаги токсоплазма, выявленные микроскопически и при помощи пассажей на мышах. Особенно интересна гистопатологическкчая картина мозга; она оказалась у 56-летнего взрослого человека почти такой же, как у детей при врожденных формах, и отчасти напоминает описание Нецеля (1951). При этом мы обратили внимание на сосуществование двух паразитарных болезней центральной нервной системы и их взаимозависимость. Проблема эта очень интересна в свете последних исследований по токсоплазмозу и туберкулезу мозговых оболочек (Пауль), равно как по токсоплазмозу и hepatitis epidemica (Rieger) и т. д.

Нам кажется, что утверждение Баматтера, высказанное 3 года тому назад в Вене, о том, что открытие токсоплазмоза представляет собой новую главу в медицине, не было преувеличено. Сегодня токсоплазмозы изучают не только паразитологи, но и врачи-клиницисты почти всех специальностей. Эта проблема интересует гинекологов по поводу врожденных дефектов и других задержек эмбрионального развития; при токсоплазмозе могут произойти также аборты. Самое большое количество случаев токсоплазмоза отметили до сих пор педиатры. Довольно характерный комплекс симптомов способствует сравнительно легкой диагностике токсоплазмозов. Тем не менее необходимо сотрудничество с неврологом, окулистом и радиологом. Так называемые «Defektzustände» — как результат наличия врожденного токсоплазмоза — могут встречаться как в практике педиатров, так и в практике неврологов, психиатров, окулистов и терапевтов.

Приобретенный токсоплазмоз у взрослых, как мы теперь знаем, не всегда проявляется при наличии симптомов поражения центральной нервной системы. Появляются иногда тифоидальные формы, при которых можно подозревать риккетисиозы. В таких случаях больные попадают в клиники инфекционных болезней. Франке и Горст (1952) описали разнообразные симптомокомплексы токсоплазмоза взрослых, отмеченные в клиниках внутренних болезней. Исследованиям главным образом Сиима (1951,

1952, 1953) мы обязаны знанием малосимптомных форм, клинически близких к mononucleosis infectiosa. Это подтверждает Катие (1954). Если на такие случаи будут обращать больше внимания, они будут отмечаться чаще. Как мне кажется, самой большой сенсацией в области изучения токсоплазмоза были опубликованные в прошлом году исследования окулистов. Оказывается, что токсоплазмы инвазируют глаз не только при врожденной, но также и при приобретенный болезни, а иногда симптомы появляются лишь в этом единственном органе. Работа Уайльдера была вполне подтверждена трудами Джекобса, Куука и Уайльдера (1952), Вудса и сотрудников (1954), Фера (1954), а главным образом превосходным описанием Джекобса, Фера и Бикертона (1954). Как некоторые утверждают, по крайней мере 25% случаев uveitis имеет токсоплазмозную этиологию.

С клинической точки зрения токсоплазмоз еще не изучен. В настоящее время мы лишь начинаем распознавать средние заражения, лежащие между сильной инфекцией, с тяжелым течением болезни, и слабой, бессимптомной. Мы должны концентрировать наши усилия на разработке методов профилактики. К сожалению, наши знания по эпидемиологии токсоплазмоза еще невелики. В природе дикие животные представляют собой резервуар инфекции. Очень важно изучение и домашних животных, с которыми мы чаще сталкиваемся. Как теперь известно, токсоплазмоз встречается не только у собак и кошек, но и у свиней и коров. Сообщения об эпизоотиях токсоплазмоза у домашней птицы в Норвегии, у свиней и крупного рогатого скота в Америке, со значительной смертностью этих животных, свидетельствуют о важной ветеринарной проблеме. Поэтому перед ветеринарией стоит серьезная задача борьбы с токсоплазмозом, заключающаяся в раннем обнаружении инфекции, ликвидации очагов и предупреждении заражения человека.

Литература

Brokman H., Dziedziuszko A., Kozar Z., 1953. Zaburzenia rozwojowe i hormonalne a embrypathia toxoplasmotica, Pediatr. Pol., 8.

Byczkowski S., Palewicz F., Wysocka F., Sikorska S., Kozar Z., 1952. Zmiany chemiczne, biologiczne i morfologiczne we krwi zwierząt doświadczalnie zakażonych toksoplasmą, Pam. III Zjazdu Pol. Tow. Par., Wrocław.

Chajęcka-Paszkiewicz M., 1954. Klinika toksoplazmozy u dzieci, Pol. Tyg. Lek., 9, 6.

Chajęcka-Paszkiewicz M., Piełowski J., Bojowa E., 1954. Przypadki toksoplazmozy wrodzonej, Pol. Tyg. Lek., 9, 8.

Dembińska-Widy L., Kurowska-Taylorowa A., 1951. Przyczynek toksoplazmozy wrodzonej u dzieci, Pediatr. Pol., 26.

Dymowska Z., Kozłowska D., Włodek Z., 1954, Ocena badań w kierunku toksoplazmozy na podstawie próby barmnej Sabina — Feldmana oraz wiązania dopełniacza, Mat. IV Zjazdu Pol. Tow. Par., Gdańsk.— 1955. Próby zakażenia toksoplazmą białych szczurów oraz poszukiwanie toksoplazmy u dzikich szczurów, Med. Dośw. i Mikrob., 7, 1.

Dymowska Z., Woyciechowska S., Kozłowska B., Włodek Z., 1954. Badania serologiczne w kierunku leptospiroz i toksoplazmozy w ronieniu klaczy, Przegl. Epidem., 8, 4.

Hirschlerowa Z., Kozar Z., 1952. Obserwacje nad morfologią i zachowaniem się Toxoplasma gondii, Biul. PIMMIT, 4, 3.

Kanabusowa J., 1949. O toksoplazmozie, Pol. Tyg. Lek., 4.

Kozar Z., 1951. Epidemiologiczne zagadnienia toksoplazmozy, Przegl. Epidemiol., 6, 1—4.— 1951a. Odczyny immunobiologiczne stosowane przy toksoplazmozie, там же.— 1951б. Toksoplazmoza — choroba inwazyjna szłowieka i zwierząt, Pol. Arch. Wet. 1, 3—4.— 1952. Próba adaptacji toksiplazmy szczepu ludzkiego na zwierzęta zmienno-cieplne, Biul. PIMMIT, 4, 1.— 1952a. Występowanke toksoplazmozy w Polsce i jej znaczenie, Pam. III Ziazdu Pol. Tow. Par., Wrocław.— 1953. Wartość i znaczenie próby śródskórnej dla rozpoznawania toksoplazmozy, Acta Parasitol. Polon., 1, 8.— 1953a. Wartość próby z toksoplazminą i alergometrii, Biul. PIMMIT, 5, 1—4.— 1953б. Badania nad toksoplazmozą wśród umysłowo chorych, там же.— 1954. Toksoplazmoza, PZWL.— 1954a. Rozważania nad patogenezą i kliniką toksoplazmozy Post. Hig. i Med. Dośw., 8.— 1954б. Dalsze badania nad występowaniem tokso-

plazmozy w Polsce, Mat. IV Zjazdy Pol. Tow. Par., Gdańsk.— Znaczenie toksoplasmozy dla medycyny weterynaryjnej, Med. Wet.
Kozar Z., Dłużewski L., Dłużewska A., Jaroszewski Z., 1954. Toksoplazmoza jako przyczyna niedorozwojów umysłowych, Biul. PIMMIT, 5, 1—4, oraz 1953. Neurol., Neurochir. i Psych. Pol., 4.
Kozar Z., Dłużewski L., Hirschlerowa Z., Jaroszewski Z., 1954. Przypadek toksoplazmozy powikłanej wągrzycą mózgu u osoby dorosłej, Biul. PIMMIT, 5, 1—4, oraz 1953. Neurol., Neurochir. i Psych. Pol., 1.
Kozar Z., Hirschlerowa Z., 1954. Próba Sabina — Feldmana jako metoda badania mechanizmu odporności, Mat. IV Zjazdu Pol. Tow. Par., Gdańsk.
Kozar Z., Soszka S., 1954. Czynniki hormonalne w rozwoju zakażenia toksoplazmą, Mat. IV Zjazdu Pol. Tow. Par., Gdańsk.
Kozar Z., Wysocka F., Sikorska S., 1952. Badania nad doustnym zakażeniem toksoplazmą, Biul. PIMMIT, 4, 1.— 1952a. Przypadki toksoplazmozy wrodzonej. Znaczenie i wartość laboratoryjnych prób rozpoznawczych, Pol. Tyg. Lek., 7, 38.
Lewine S. Z., 1948. Toksoplazmoza, Przegl. Lek., 17.
Marburg S., Wysocka F., Tuszkiewicz N., Dobrzańska A., 1954. Śmiertelny przypadek wrodzonej toksoplazmozy u niemowlęcia, Mat. IV Zjazdu Pol. Tow. Par., Gdańsk.
Starkiewicz J., 1954. Przypadek wrodzonej toksoplazmozy, Pediatr. Pol., 29, 7.
Tuszkiewicz M., Wysocka F., Umiński J., 1954. Badania nad toksoplazmozą u ludzi na lubelszczyźnie, Mat. IV Zjazdu Pol. Tow. Par., Gdańsk.
Wilk-Wilczyńska I., 1949. Toksoplazmoza, Pol. Tyg. Lek., 4.
Wysocka F., Kozar Z., Sikorska S., 1952. Cztery przypadki toksoplazmozy wrodzonej w Gdańsku, Biul. PIMMIT, 4, 2.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

ТРИХИНЕЛЛЕЗ ДИКИХ ЖИВОТНЫХ В ТАТАРСКОЙ АССР

Е. Т. МАШИРОВ

Казанский государственный ветеринарный институт и Волжско-Камская зональная лаборатория ВНИО

Первый случай обнаружения трихинелл в мясе свиньи в Татарской АССР, зарегистрированный и описанный нами в 1952 г., послужил основанием к постановке вопроса о выявлении очагов трихинеллезной инвазии в Татарской АССР.

По мнению акад. Е. Н. Павловского, В. П. Коряжнова, В. А. Калюс, А. В. Меркушева, Б. Ф. Боброва и др., в распространении трихинеллеза в природе, кроме амбарных крыс, свиней, собак и кошек, играют большую роль плотоядные и всеядные дикие звери. В. П. Коряжнов (1950) считает диких животных главным источником трихинеллеза.

Мы поставили своей целью подвергнуть трихинеллоскопии тушки диких хищных пушных зверей, добываемых на территории Татарской АССР.

В период с 22 февраля 1953 г. по 10 февраля 1954 г. нами исследовано на трихинеллез 328 тушек: лис — 187, норок — 101, куниц — 15, енотов — 5, хорей — 13 и горностаев — 7. Лисы были добыты в Куйбышевском, Лаишевском, Теньковском, Высокогорском, Кзыл-Юлдузском и Чистопольском районах, куницы, еноты и горностаи — в Лаишевском и Кзыл-Юлдузском, норки и хори — в Лаишевском и Куйбышевском районах. Трихинеллоскопия проб проводилась по общепринятой методике. При определении степени заселения мышц трихинеллами, кроме подсчета паразитов в срезах, определялось количество их в 1 г мышц. Капсулы трихинелл измерялись в длину и ширину окуляр-микрометром. Перевод в доли микрометра производился по объект-микрометру Цейса. Возраст трихинелл определялся в соответствии с указаниями П. М. Лемишко (1948) и Н. Н. Мери (1932).

Таблица 1

Виды животных	Колич. исследованных тушек	Из них трихинеллезных	
		абс.	%
Лисы	187	23	12,3
Норки	101	4	3,9
Куницы	15	3	—
Еноты	5	1	—
Хори	13	1	—
Горностаи	7	1	—
Итого	328	33	10,0

Результаты исследований приводим в табл. 1 и 2.

Из табл. 1 видно, что трихинеллы были обнаружены в мышцах всех исследованных видов хищных зверей. Зараженность их в среднем, без подразделения по видам, равна 10%.

В табл. 2 приведены данные о степени заселения мышц и возрасте паразитов. В 21 случае трихинеллы имели возраст от 3 до 6 месяцев. Они имели вид спирали в три завитка. Содержимое капсул прозрачное, без признаков обызвествления. По полюсам капсул (в мышечных волокнах) видно значительное количество жировых включений. Размеры капсул в длину равны 0,330—0,396 мм, в ширину — 0,242—0,396 мм. В отличие от капсул трихинелл человека и свиньи, они имели более округлую форму. В трех случаях (хорь № 78, лиса № 606 и горностай из Куйбышевского района) паразиты были без капсулы и имели вид неполного завитка, что

№ п/п	№ ВНИО	Виды животных	Район добычи	Название мышц	Количество трихинелл в 1 г	в 24 срезах	Возраст трихинелл в месяцах
1	401	Лиса	Теньковский	Жевательная	80	16	4—6
2	403	„	„	„	40	8	3—4
3	413	„	„	Диафрагма	84	17	6—7 и менее 1
4	391	„	Казанский зоопарк	Жевательная	90	15	5—6
5	400	„	Высокогорский	„	40	5	5—6
6	608	„	„	Разгибатель задней конечности	125	50	Около 3
7	476	„	Куйбышевский	То же	60	8	Более 6
8	460	„	„	„	22	4	Более 6
9	503	„	„	„	21	7	5—6
10	514	„	„	„	12	3	5—6
11	495	„	„	„	30	10	5—6
12	540	„	„	„	45	9	5—6
13	516	„	„	„	30	18	5—6
14	536	„	„	„	—	5	5—6
15	535	„	„	„	—	14	7—8
16	569	„	Лаишевский	„	3	1—2	5—6
17	570	„	„	„	28	9	5—6
18	579	„	„	„	50	19	6—7
19	576	„	„	„	—	13	5—6
20	453	„	„	„	16	4	Более 6
21	606	„	(Пригородный)	„	48	16	Около 1
22	604	„	Кзыл-Юлдузский	„	54	18	4—6
23	609	„	Чистопольский	„	16	8	Около 3
24	37	Норка	Куйбышевский	„	32	10	4—6
25	52	„	„	„	—	2	Более 14
26	66	„	„	„	—	3	Более 14
27	112	„	„	„	15	4	4—6
28	62	Енот	Лаишевский	„	140	51	5—6
29	78	Хорь	Куйбышевский	„	6	2—3	4—6
30		Куница (самец)	Лаишевский	„	70	25—30	Более 6
31		„	„	„	55	17	Более 6
32	196	„	Кзыл-Юлдузский	„	48	12	5—6
33		Горностай	Лаишевский	„	—	2—3	Около 1

характерно для молодых трихинелл, не старше 1 месяца. В шести случаях отмечено начало обызвествления, характерное для трихинелл 6—7-месячного возраста.

В мышцах двух норок (№ 52 и 66) капсулы паразитов оказались обызвествленными полностью. Полное обызвествление трихинелл, по литературным данным, происходит через 14—15 месяцев после заражения. В одном случае — в мышце лисы № 413 — обнаружены трихинеллы двух возрастов. На каждые три-четыре трихинеллы, имеющие признаки обызвествления капсулы, встречался один паразит в виде неполного завитка и без капсулы. Отмеченный факт является свидетельством редкой, но возможной повторной инвазии. В первый раз лиса заразилась за 6—7 месяцев и во второй раз — менее чем за месяц до смерти. Из данных о возрасте трихинелл видно, что из 33 животных 24 заразились за 3—7 месяцев до смерти.

Охотничий сезон на пушных зверей в Татарской АССР начинается с 15 ноября и длится до 15 февраля. Следовательно, заражение их трихи-

неллезом произошло в основном в период с мая по ноябрь. В связи с этим возникает вопрос — каков источник заражения исследованных нами хищных пушных зверей?

Для ответа на этот вопрос необходимо прежде всего исследовать питание зверей.

Н. Д. Григорьев и В. П. Теплов (1939), обобщая весьма обстоятельные данные своих исследований, а также и других авторов по питанию пушных зверей в Волжско-Камском крае, отмечают, что основным кормом лисиц, енотов, куниц, хорей, норок и горностаев этого края являются мелкие мышевидные грызуны (серая полевка, рыжая полевка, мыши и водяная крыса). Эти же авторы указывают на отдельные случаи поедания хищником хищника. Например, они находили в желудке лисиц остатки хоря и барсука, у лесной куницы и хоря — остатки горностая, а у горностая — остатки ласки. Иногда в содержимом желудка пушных хищников были обнаружены и остатки домашних животных (свиньи, собаки), домовой мыши и даже амбарных крыс.

Учитывая материалы Н. Д. Григорьева и В. П. Теплова и наши данные о наличии трихинеллеза среди этих животных, мы считаем, что источником рассматриваемой инвазии хищных пушных зверей прежде всего являются сами хищники — носители трихинелл. Хищный зверь, поедая больных трихинеллезом хищников (более слабого вида) или остатки трупов и тушек их, заражается этой инвазией и сам становится источником дальнейшего кругооборота трихинеллеза среди диких животных. Следовательно, кругооборот трихинеллезной инвазии среди диких животных в отдельных случаях может совершаться самостоятельно, вне связи с трихинеллезом домашних животных.

В другом случае кругооборот трихинеллеза диких зверей поддерживается попаданием этой инвазии от домашних животных. Источниками заражения зверей в таком случае следует считать амбарную крысу, домовую мышь и трупы свиней, собак и кошек.

Вопрос о роли мышевидных грызунов (полевок и водяных крыс) в распространении трихинеллеза среди диких животных остается невыясненным, так как еще неизвестно, заражаются ли эти грызуны трихинеллезом в естественных условиях.

В связи с нашим сообщением о значительной зараженности хищных пушных зверей в Татарской АССР трихинеллезом возникает вопрос о распространенности этой инвазии среди домашних животных.

До 1952 г. (до случая обнаружения трихинелл в мясе свиньи) Татарская АССР считалась свободной от трихинеллеза. Нам известен единственный случай обнаружения трихинелл в мышцах кошки, труп которой был доставлен на кафедру паразитологии Казанского ветеринарного института в 1939 г. Студент института В. Бритов в 1953 г., исследуя по нашему заданию трупы собак, кошек и крыс, нашел, что 4,3% собак г. Казани заражены трихинеллезом (из 369 собак трихинеллезных оказалось 16).

Трудно доказать прямую связь между трихинеллезом диких и домашних животных, но и нельзя отрицать этой связи. Собаки и кошки в летнее время, добывая корм в поле и в лесу, могут найти остатки тушек зверей, а также поймать и съесть не только амбарную крысу и домовую мышь, но и пушного хищного зверя — носителя трихинеллеза (горностая, норку, хоря и т. п.). Нельзя исключать возможность заражения свиней трихинеллезом на пастбище. Свиньи охотно поедают все остатки трупов домашних и диких животных. Более того, мы знаем случаи, когда охотники-промысловики скармливали своим животным тушки добытых зверей (например, лисиц и енотов).

За последние 2 года на территории Татарской АССР добыто 20,6 тыс лисиц. Принимая во внимание наши данные о степени распространения трихинеллеза среди диких животных (табл. 1), мы считаем, что из этого количества не менее 2—2,5 тыс. лисиц были трихинеллезными. Тушки

этих зараженных животных оставлены охотниками в поле, в лесу, выброшены на свалки, а может быть, и скормлены домашним животным.

Таким образом, трихинеллезные дикие животные являются резервуаром трихинеллеза в природе и могут быть источником этой инвазии для домашних животных.

Выводы

1. В Татарской АССР имеются природные очаги трихинеллеза диких зверей — лисиц, енотов, норок, хорей и горностаев. Зараженность этих животных трихинеллезом в среднем, без подразделения по видам, равна 10%.

2. Трихинеллезные дикие животные являются резервуаром трихинеллеза в природе и могут быть источником этой инвазии для домашних животных — свиней, собак и кошек.

3. Кругооборот трихинеллеза среди диких животных может совершаться вне связи с этим заболеванием у домашних животных. Источниками инвазии в таких случаях являются прежде всего хищные пушные звери, пораженные трихинеллезом. В других случаях кругооборот трихинеллеза диких животных поддерживается попаданием инвазии из кругооборота трихинеллеза домашних животных.

4. В инструкцию Министерства здравоохранения и Министерства сельского хозяйства СССР по борьбе с трихинеллезом необходимо включить пункт, обязывающий систему Заготживсырье уничтожать тушки добываемых хищных пушных зверей — носителей трихинеллеза — и тушки собак и кошек, убиваемых в целях получения мехового сырья.

5. В целях выявления природных очагов трихинеллеза — рекомендовать для краевых биологических станций включение в их планы по изучению того или иного края вопроса о выявлении очагов трихинеллеза среди диких зверей.

6. Межрайонным ветеринарным бактериологическим лабораториям, при содействии со стороны организаций Заготживсырья, необходимо заняться исследованием на трихинеллез тушек диких плотоядных и всеядных зверей, добываемых на территории закрепленных за лабораториями районов.

7. Выявление очагов трихинеллеза диких животных, широкое ознакомление населения, особенно охотников, с опасностью трихинеллеза для человека и домашних животных, уничтожение тушек диких хищных пушных зверей, уничтожение тушек собак и кошек, убиваемых с целью получения мехового сырья, являются важными мероприятиями в борьбе с трихинеллезом в природе.

Литература

Григорьев Н. Д. и Теплов В. П., 1939. Результаты исследования питания пушных зверей в Волжско-Камском крае, Тр. Об-ва естествоиспыт. при Казанск. гос. ун-те, т. 56.

Коряжнов В. П., 1950. Трихинеллез животных и опасность его для человека, М.

Лемишко П. М., 1948. К определению возрастных стадий неинкапсулированных личинок трихинелл, Советская ветеринария, № 9.

Мари Н. Н., 1932. Мясоведение, Л.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

О НЕЗАВИСИМОМ ВОЗНИКНОВЕНИИ ПРИЗНАКА СЕТЕВИДНОЙ МАТКИ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РАЗЛИЧНЫХ ГРУПП ГИМЕНОЛЕПИДИД

А. А. СПАССКИЙ

Гельминтологическая лаборатория АН СССР

Осенью 1951 г. сотрудниками гельминтологической лаборатории АН СССР в просвете тонкой кишки чирка-трескунка (Anas querquedula) с Рыбинского водохранилища найден половозрелый экземпляр цестоды семейства Hymenolepididae. Эта цестода по характеру вооружения сколекса и строению полового аппарата сближается с типичными представителями рода Sphenacanthus Lopez-Neyra, 1942, но отличается малыми размерами бурсы цирруса, не достигающей средней линии, и сетевидным строением матки, которая по форме весьма напоминает матку аноплоцефалид рода Aprostatandrya (Kirschenblatt, 1938), Spassky, 1951, объединяющего паразитов грызунов. Сходное строение матки отмечено нами (Спасский, 1950) у типичных гименолепидид — Hymenolepis arvicolina Cholodkowsky (= H. horrida) и у H. diminuta (Rudolphi).



Рис. 1. Sphenacanthus (Retinometra) giranensis (Sugimoto) n. comb. Сколекс (оригинал)

Приводим описание цестоды от чирка-трескунка (по препарату, смонтированному в бальзаме).

Длина целого экземпляра со зрелой стробилой, уже отторгавшей членики, около 155 мм, наибольшая ширина — 2,3 мм. Сколекс 0,38 мм ширины и 0,27 мм длины при втянутом хоботке, довольно четко отграничен от шейки (рис. 1). Продолговатый хоботок, 0,130 мм длины и 0,035 мм толщины в передней, слегка расширенной части несет, повидимому, восемь крючьев длиною 0,035—0,036 мм с хорошо развитым, слегка изогнутым лезвием и широким корнем. Длина лезвия — 0,014—0,016 мм, длина рукоятки —0,018—0,021 мм. По соотношению длины лезвия и рукоятки крючья могли бы быть причислены к диорхоидному типу. Однако характер их строения (рис. 2) приближается к скрябиноидному типу, о чем свидетельствует наличие широкого основания корня, довольно длинного лезвия, клиновидно расширенного к основанию, и недоразвитого корневого отростка.

Хорошо развитые округлые присоски 0,155 мм в диаметре. Шейка 0,170 мм ширины и 0,170 мм длины. Стробила постепенно расширяется до места (удаленного на 3/4 расстояния от переднего конца) расположения члеников с развитой маткой, содержащей развивающиеся яйца, еще не имеющие вполне сформированных яйцевых оболочек. Стробила полная, но некомплектная (последние членики уже отторгались), содержит

400 члеников краспедотного типа. Длина паруса гермафродитных члеников — до 0,150 мм. Размер первых морфологически обособленных члеников — 0,010 × 0,180 мм, развитых гермафродитных — 0,5 × 1,5 мм, зрелых — 1,0 × 1,7 мм. Экскреторные сосуды в гермафродитном участке стробилы залегают на расстоянии 0,2—0,25 мм от края проглоттид. Пучки внутреннего слоя продольной мускулатуры стробилы довольно многочисленны (более 40 с каждой стороны), но относительно тонкие — 10 μ толщиной в молодых члениках и 15—20 μ — в половозрелых. Половой аппарат непарный, половые поры односторонние, открываются на расстоянии $^1/_5$ длины края членика от переднего конца. Три крупных семенника лежат у задней границы сегмента под очень тупым углом, вершиной направленным назад. Реже они располагаются в одну поперечную линию. Характер взаиморасположения половых желез у данного вида не соответствует ни одному из 14 типов топографических отношений половых желез гименолепидид, приведенных в работе К. И. Скрябина и Е. М. Матевосян (1945). По характеру расположения семенников данный вид приближается ко II (вигисоидному) типу, но отличается от последнего тем, что женские половые железы расположены впереди всех трех семенников, тогда как у Dicranotaenia vigisi Skrjabin et Mathevossian, 1942, избранной в качестве эталона, боковые семенники располагаются впереди яичника, а средний позади яичника и желточника. В тех члениках стробилы изученного экземпляра, в которых семенники заняли положение в один ряд, половые железы по характеру взаиморасположения приближаются к VI (лонгивагиноидному) типу. Поскольку описанная выше модификация топографических отношений гонад легко может переходить к лонгивагиноидному типу, мы склонны ее считать модификацией этого (VI) типа. Следует добавить, что в молодых сегментах зачатки семенников, как правило, залегают в виде равнобедренного треугольника, а линейное расположение семенники чаще принимают в половозрелых члениках (рис. 3) в связи с тем, что боковые семенники оттесняются кзади яичником. Развитые семенники округлой формы; они имеют 0,150—0,280 мм в диаметре и занимают всю ширину среднего поля членика. Семепровод образует овальный наружный семенной пузырек размером 0,300 × 0,130 мм, лежащий у передней границы сегмента. Величина почти цилиндрической бурсы цирруса — 0,40 ×0,070 мм. Ее проксимальный конец залегает у самого переднего края проглоттид. Внутренняя половина бурсы занята крупным внутренним семенным пузырьком размером 0,240 × 0,045 мм. В дистальной части бурсы, внутри канала цирруса, покоится относительно короткий, но толстый прямой стилет (рис. 4). Длина стилета — 0,10—0,11 мм. Толщина его неподалеку от проксимального конца около 5 μ, а у дистального — 3—4 μ; свободный его конец притуплен. Циррус толстый, цилиндрический, покрыт мелкими шипиками. Толщина его у основания — 0,038 мм. Глубина половой клоаки — 0,08 мм. Если циррус втянут, просвет клоаки суживается, и она принимает вид узкого — 0,006 мм в диаметре канальца. Тельце Фурмана (sacculus accessorius) отсутствует.

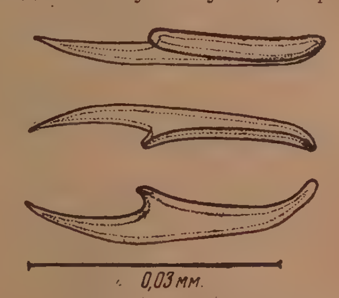


Рис. 2. S. (R.) giranensis. Крючья хоботка (оригинал)

Женские половые железы лопастного строения. Они занимают две передние трети среднего поля проглоттид. Развитый яичник, в 0,7 мм шириной, заполняет все пространство между правым и левым экскреторными сосудами. Он состоит из крупных, лежащих веерообразно грушевидных долей диаметром до 0,08 мм, тесно примыкающих друг к другу, и нечетко поделен на два крыла, из которых апоральное развито сильнее. При

рассмотрении тотального препарата яичник кажется компактным телом с бугристой поверхностью. Желточник залегает по средней линии, впереди среднего семенника. Он также имеет лопастное строение. Его лопасти, до 0,07 мм в диаметре, также располагаются радиально в виде перевернутого веера. Матка имеет отчетливо выраженное сетевидное или скорее губчатое строение (рис. 5). В члениках, где еще видны мужские и женские половые железы, матка уже имеет сетевидную форму и распространяется во

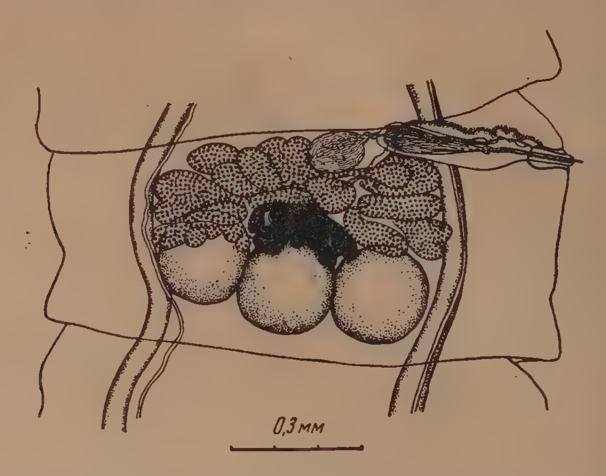


Рис. 3. S. (R.) giranensis. Гермафродитный членик (оригинал)



Рис. 4. S. (R.) giranensis. Копулятивный аппарат (оригинал)

всю длину и ширину членика, выходя в стороны за линию экскреторных сосудов. Она заключает тысячи мелких яиц. При созревании отдельные петли маточной сетки сливаются, и орган принимает мешковидные очертания (рис. 6). В изученном экземпляре яйца были сильно деформированы. Овальные онкосферы имеют размеры около 15 × 25 μ.

Как уже было показано (Спасский, 1950), сетевидная матка создает ее обладателю ряд преимуществ по сравнению с цестодами, имеющими трубчатую или мешковидную матку. Данный признак, противодействую-

щий возрастной деформации члеников, способствующий сохранению нормальных отношений площади всасывающей поверхности тела к объему, равномерному распределению развивающихся яиц и т. п., оказывается полезным как для материнской особи, так и для развивающихся в матке личинок — онкосфер, причем эти преимущества почти снижаются к моменту созревания онкосфер, который у цестод отряда цепней обычно со-



Рис. 5. S. (R.) giranensis. Членик с развивающейся маткой (оригинал)



Рис. 6. S. (R.) giranensis. Членик со зрелой маткой (оригинал)

впадает с моментом созревания самих члеников. Последние почти у всех цепней, не имеющих парутеринных органов или капсул, представляют собой мешок, набитый яйцами. В соответствии с этим и зрелая матка обычно принимает мешковидные очертания, независимо от своей первоначальной формы. Сказанное относится и к сетевидной матке, которая в зрелых члениках приобретает форму сплошного мешковидного резервуара. Этим обстоятельством объясняется отсутствие в литературе четких указаний о наличии сетевидной матки у гименолепидид подсемейства Hymenolepidinae Perrier, 1897. Сетевидное строение матки ранее было отмечено лишь для представителей подсемейства Fimbriariinae Wodffhügel, 1900.

В 1950 г. наличие сетевидной матки нами было показано у типичного вида типичного рода семейства Hymenolepididae Fuhrmann, 1907, а именно у Hymenolepis diminuta (Rudolphi, 1819) Weinland, 1858, и в еще более резко выраженной форме — у H. arvicolina Cholodkowsky, 1912 (= H. horrida Linstow, 1901), которые паразитируют у мышевидных грызунов.

В данной работе указанное явление мы констатируем у цестод, паразитирующих у водоплавающих птиц, но не имеющих тесной генетической связи с фимбриарией.

Описанный выше цепень отвечает диагнозу рода Sphenacanthus Lopez-Neyra, 1942 и в несколько меньшей степени — диагнозу рода Sobolevicanthus Spassky et Spasskaja, 1954. Строение гермафродитных члеников стробилы сближает его с родом Sphenacanthus (расположение семенников в среднем поле под тупым углом, медианное положение женских половых желез, наличие стилета цирруса и т. д.). Однако уже в гермафродитных сегментах можно заметить зачатки сетевидной матки неправильных очертаний, выходящей в стороны за линии экскреторных сосудов. Эти особенности в строении матки очень сильно меняют анатомию члеников, особенно в задней половине стробилы, что затрудняет причисление интересующих нас цепней к роду Sphenacanthus.

Несоответствие описанию рода Sphenacanthus у данной цестоды проявляется на сравнительно поздней стадии онтогенеза, но на ранних этапах формирования стробилы, когда в члениках еще нет зачатков матки, этот вид по общему характеру строения более или менее отвечает морфологии Sphenacanthus fasciculata (Ransom, 1909) Lopez-Neyra, 1942 (тип рода).

В экологическом и зоогеографическом отношении наша форма также вполне соответствует роду Sphenacanthus, который объединяет цестод водоплавающих птиц, в том числе и птиц Палеарктики.

Мы предполагаем, что наша форма филогенетически связана с представителями рода Sphenacanthus и считаем целесообразным поместить ее в этот род, но на правах самостоятельного подрода — Retinometra, subgen. n.

Сопоставляя описанного выше цепня с известными видами рода Sphenacanthus, мы приходим к выводу об идентичности нашей формы и Hymenolepis giranensis Sugimoto, 1934. Следует заметить, что H. giranensis, судя по описанию (Скрябин и Матевосян, 1945, стр. 136), имеет несколько более крупные крючья: 0,0403—0,0468 мм длиной — у H. giranensis и 0,036 мм — у нашей формы. Однако это отличие находится в пределах амплитуды внутривидовых колебаний размеров крючьев других видов гименолепидид. В пользу такого определения говорит сильное морфологическое сходство нашей формы с H. giranensis. Можно предполагать, что у экземпляра, описанного и зарисованного Сугимото (M. Sugimoto, 1934), также имеется сетевидная матка, которая закладывается еще в гермафродитных члениках. Об этом говорит присутствие на рисунке поперечного среза (Скрябин и Матевосян, 1945, рис. 70) изображения трех овальных сечений маточных трубок только на небольшом участке кнаружи от экскреторных сосудов с апоральной стороны членика.

Наконец, следует обратить внимание и на то обстоятельство, что Сугимото описал H. giranensis с о-ва Тайвань (Формоза) от домашней утки. Последняя, как домашнее животное, распространена почти повсеместно, имея сходный состав гельминтофауны в разных районах Палеарктики.

Таким образом, систематическое положение H. giranensis мы определяем следующим образом: Sphenacanthus (Retinometra) giranensis (Sugimoto, 1934), n. comb.

Д и а г н о з п о д р о д а Retinometra, subgen. n. Sphenacanthus. Бурса цирруса не пересекает средней линии. Молодая матка в виде сложной, неправильного строения, сети трубок. Типичный вид — Sphenacanthus (Retinometra) giranensis (Sugimoto, 1934), n. comb. от уток Палеарктики.

Хотя до настоящего времени в литературе не было сообщения о повторном нахождении S. (R.) giranensis у птиц, мы считаем, что этот гельминт довольно широко распространен у гусиных птиц Палеарктики.

В итоге сказанного среди цестод семейства Hymenolepididae выявляются обособленные одна от другой группы цепней, отличающихся от других гименолепидид сетевидным строением матки: первую группу образуют цестоды грызунов, составляющие род Hymenolepis Weinland, 1858, в новом его понимании (Спасский, 1950, 1954); вторую группу образуют представители родов Fimbriaria Froelich., 1902, и Fimbriariodes Fuhrmann, 1932, объединяющие цестод водоплавающих птиц; третья группа представлена одним видом — Sphenacanthus (Retinometra) giranensis (Sugimoto, 1934), n. comb.

Эти три группы входят в состав одного и того же семейства, которое, с нашей точки зрения, имеет монофилитическое происхождение. Однако в пределах семейства названные группы гельминтов не находятся в непосредственном родстве друг с другом.

В группе Hymenolepis наиболее четко выраженную сетевидную структуру матка имеет у Hymenolepis arvicolina (H. horrida). У H. diminuta зачастую можно наблюдать, что сетевидную структуру матка имеет только в апоральной части членика, тогда как в поральной половине матка на ранних стадиях ее онтогенеза представлена двумя параллельно идущими ветвящимися тяжами. Далее, H. megaloon, который является вполне самостоятельным видом цестод сусликов, занимает переходное положение между цестодами с сетевидной и простой трубчатой маткой. У этого вида еще на стадии клеточного тяжа имеется основной ствол матки, от которого местами отходят короткие отростки.

Следовательно, между сетевидной маткой типичных представителей рода Hymenolepis и трубчатой маткой других родственных видов гименолепидид млекопитающих существует ряд переходных форм.

Поскольку H. diminuta имеет рудимент хоботка (который у H. megaloon еще более развит), можно сказать, что уже в какой-то мере приспособившиеся к паразитированию у грызунов предки рода Hymenolepis имели вооруженный хоботок, три семенника и матку в форме поперечного тяжа, превращающегося с возрастом в поперечную трубку, а затем в мешковидное образование. Лярвоцисты типа церкоцисты, повидимому, развивались в организме наземных насекомых, как и у современных форм.

Подобное сочетание признаков свойственно ряду современных гименолепидид грызунов. Это дает все основания предполагать, что в половозрелом состоянии гименолепидидные предки рода Hymenolepis также обитали в просвете кишечника грызунов. Следовательно, филогенетически наиболее близкие Hymenolepis формы следует искать среди гименолепидид млекопитающих, а не среди гименолипедид водоплавающих птиц, каковыми являются фимбриарии и Sphenacanthus (Retinometra) giranensis. Последние между собой тесного родства также не имеют. Как уже было показано, S. (Retinometra) giranensis анатомически и экологически близок типу рода Sphenacanthus — S. fasciculata, который на стадии лярвоцисты инвазирует веслоногих рачков, а в половозрелом состоянии — домашних и диких гусей и многие виды уток.

Фимбриарии, хотя имеют сходный круг окончательных и промежуточных хозяев, не могут быть филогенетически увязаны непосредственно с Sphenacanthus или его ближайшими предками. В связи с возникновением псевдосколекса вся анатомия стробилы фимбриарий очень сильно изменилась, но строение сколекса подсказывает, что родственные фимбриариям формы следует искать среди тех гименолепидид водоплавающих птиц, которые имеют хоботок, вооруженный короной из 10 крючьев диорхоидного типа.

Таким образом, формы гименолепидид с маткой сетевидного строения — Hymenolepis, Fimbriaria и Retinometra, хотя и относятся к одно-

му и тому же семейству цепней, непосредственной филогенетической связи друг с другом не имеют. Исходным типом для матки сетевидного строения следует считать матку в виде поперечной трубки, о чем свидетельствует наличие переходных форм, в частности у Hymenolepis.

Следовательно, у разных групп гименолепидид независимо матка претерпевала аналогичные изменения. Отсюда вытекает, что Hymenolepis, Fimbriaria и Retinometra представляют собой конвергентные формы. Наличие у них сетевидной матки не может служить основанием к объединению этих форм в один род или даже трибу ввиду резких различий во всей совокупности прочих морфологических и биологических признаков.

Литература

Скрябин К. И. и Матевосян Е. М., 1945. Ленточные гельминты — гименолепидиды — домашних и охотничье-промысловых птиц, М.

Спасский А. А., 1950. Новые представления о строении и систематике гименолепидид (Cestoda: Hymenolepididae), ДАН СССР, т. LXXV, № 6.— 1951. Аноплоцефаляты — ленточные гельминты домашних и диких животных, Основы цестодологии, т. I, М.— 1954. Классификация гименолепидид млекопитающих, Тр. гельминтол. лабор. АН СССР, т. VII.

Спасский А. А. и Спасская Л. П., 1954. Построение системы гименолепидид, паразитирующих у птиц. Тр. гельминтол. лабор. АН СССР, т. VII.

Sugimoto M., 1934. Morphological studies on the avian Cestodes from Formosa, Rep. Dept. Agr. Formosa, XLIV.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

ФАУНА ХЛОПЧАТНИКА И ЕЕ ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

В. В. ЯХОНТОВ

Академия наук Узбекской ССР и Ташкентский сельскохозяйственный институт

I. Краткая характеристика фауны хлопчатника

Фауна хлопчатника весьма богата, и влияние комплекса животных, обитающих на хлопчатнике, на размеры и качество урожая чрезвычайно значительно.

По нашим подсчетам, на хлопчатнике (на различных видах рода Gossypium L., как на культивируемых в настоящее время, так и на дикорастущих, в частности на видах G. arboreum L., G. barbadense L., G. brasiliense Macf., G. davidsoni, G. herbaceum L., G. hirsutum L., G. mexicanum Tod., G. nanking Meyen G. obtusifolium Box. с его var. africana, G. palmeri Watt., G. peruvianum Gav., G. tomentosum, G. transvaalense Watt., G. vitifolium Lam.) во всем мире отмечено в настоящее время 1087 видов животных, которые могут питаться на различных частях вегетирующего растения, а также на собранном сырце и на очищенных семенах, находящихся в амбарах и складах. Сюда не включены те виды, которые посещают только цветы хлопчатника ради их пыльцы и нектара, а равно виды, берущие нектар из внецветковых нектарников. Из этого числа 13 видов принадлежат к классу круглых червей (Nematodes), три вида — к классу брюхоногих моллюсков (Gastropoda), три вида — к классу ракообразных (Crustacea), 15 видов — к классу паукообразных (Arachnoidea), пять видов — к классу многоножек (Myriapoda), 1039 видов — к классу насекомых (Insecta), девять видов — к классу млекопитающих (Mammalia).

Подавляющее большинство животных, питающихся на хлопчатнике, как мы видим, принадлежит к классу насекомых. Насекомые эти распределяются по отрядам следующим образом: к отряду вилохвосток (Collembola) принадлежит два вида, тараканов (Blattodea) — один вид, термитов (Isoptera) — 15 видов, прямокрылых (Orthoptera) — 72 вида, пузыреногих (Thysanoptera) — 40 видов, равнокрылых хоботных (Homoptera) — 111 видов, полужесткокрылых (Hemiptera) — 171 вид, жесткокрылых (Coleoptera) — 358 видов, двукрылых (Diptera) — пять видов, перепончатокрылых (Hymenoptera) — пять видов, чешуекрылых (Lepidoptera) — 259 видов.

Господствующими отрядами среди насекомых, питающихся на хлопчатнике, являются жесткокрылые и чешуекрылые; весьма разнообразны в видовом отношении также полужесткокрылые и равнокрылые хоботные; за ними в количественном отношении идет отряд прямокрылых насекомых. Перечисленные господствующие отряды включают и виды, имеющие наибольшее отрицательное значение в качестве вредителей, снижающих величину и качество урожая.

Круглые черви, питающиеся на хлопчатнике, все входят в отряд угриц (Anguillulata). Все три вида ракообразных принадлежат к отряду равноногих (Isopoda). Все моллюски принадлежат к отряду легочных

(Pulmonata). Все паукообразные входят в отряд клещей (Acarina). Из пяти видов многоножек, согласно литературным данным питающихся на хлопчатнике, для трех видов не был указан отряд, к которому они принадлежат, а два вида были отнесены к отряду двупарноногих (Diplopoda). Все млекопитающие, употребляющие в пищу хлопчатник, относятся к отряду грызунов (Rodentia).

Что касается насекомых — посетителей цветов хлопчатника, то состав их к настоящему времени остается почти полностью невыясненным. Едва ли не единственными опубликованными по этому вопросу материалами — если не считать многих статей, относящихся к медоносной пчеле — являются две наши работы (1937), представляющие результаты изучения опылителей хлопчатника в Бухарской области, и работа Е. Х. Узунбаева (1950), основанная на наблюдениях в Ташкенте, Фергане и Иолотани. В Бухарской области было отмечено 38 видов насекомых — посетителей цветов хлопчатника, принадлежащих к восьми отрядам (Orthoptera, Thysanoptera, Homoptera, Hemiptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera и Lepidoptera) и к 19 семействам (Thripidae, Aeolothripidae, Acrididae, Jassidae, Aphididae, Miridae, Anthocoridae, Coccinellidae, Bruchidae, Chloropidae, Agromyzidae, Chalcididae, Braconidae, Apidae, Vespidae, Formicidae, Sphingidae, Noctuidae и Geometridae). Главнейшую роль в качестве опылителей хлопчатника играет группа пчелиных (Apodea) и особенно представители рода Halictus Latr. В Ташкенте, Фергане и Иолотани в цветах и прицветниках хлопчатника было отмечено 78 видов насекомых из тех же семейств, частично общих с указанными нами для Бухары.

Кроме животных, приуроченных к хлопчатнику, в биоценозе хлопкового поля часто присутствует значительное количество животных, гораздо теснее связанных не с самим хлопчатником, а с растениями, засоряющими хлопковое поле или растущими в более или менее близком соседстве с ним. Этих животных мы не всегда должны считать типичными обитателями плантаций, так как прямых связей с культурой они могут и не иметь. Отметим все же, что некоторые животные, питающиеся на сорной флоре, многоядны и с того или иного сорного растения могут переходить затем и на хлопчатник. Сорная флора может служить местом скопления многих серьезных вредителей хлопчатника; таковы, например, из паукообразных — клещи семейства Tetranychidae и из насекомых — многие тли (Aphidodea), прямокрылые (Orthoptera), ночницы (Noctuidae) и др.

В ряде случаев промежуточные растения даже необходимы для питания некоторых типичных обитателей хлопчатника; к последним можно отнести, например, тлю Xerophilaphis plotnicovi Nev. В других случаях более или менее типичные для хлопчатника насекомые в отдельных стадиях развития предпочитают держаться на своих излюбленных растениях и при отсутствии их поблизости от хлопчатника почти не мигрируют на него. Озимая совка (Agrotis segetum Schiff.), например, несмотря на большую многоядность ее гусениц и на то обстоятельство, что молодой хлопчатник является для них одним из наиболее излюбленных растений, все же избегает откладывать свои яйца на прямостоящие, с высоким стеблем, растения; поэтому если сорняки на хлопковых полях или около них отсутствуют, хлопчатник на этих полях почти ею не повреждается.

Связи многоядных животных с хлопчатником и засоряющими поля растениями весьма различны и сложны в зависимости от степени и характера многоядности этих животных.

Среди животных, связанных питанием с засоряющими хлопковое поле или прилегающими к этому полю растениями, есть и такие, которых мы можем причислить к более или менее случайным обитателям полей, так как на самом хлопчатнике они не питаются и иногда даже вообще избегают держаться на нем; таковы, например, некоторые блошки рода Phyl-

lotreta Foudr. или гусеницы Plutella maculipennis Curt., живущие исключительно на крестоцветных сорняках. Взрослые P. maculipennis Curt., впрочем, как и некоторые другие насекомые, могут находить под листьями хлопчатника удобное временное убежище от дневной жары и других неблагоприятных для них условий среды, используя все же это убежище лишь в случае близости его к местам типичного обитания.

В биоценозе хлопкового поля всегда присутствует, кроме того, значительное количество животных, тесно связанных не с самим хлопчатником или другими растениями, находящимися на полях и в их окрестностях, а с теми животными, которые обитают на растениях. Это группа паразитов и хищников, живущих за счет фитофагов, а также паразитов и хищников второго и высших порядков (т. е. паразиты и хищники паразитов и хищников фитофагов). Многие из этих плотоядных насекомых весьма полезны в качестве энергичных истребителей вредителей хлопчатника. Таковы, например, трипсы Scolothrips acariphagus Yakh. и S. sexmaculatus Perg., иногда в таком большом количестве истребляющие в отдельных районах серьезнейшего вредителя хлопчатника — паутинного клещика (Tetranychus urticae Koch) и другие виды паутинных клещей, что борьба с этим вредителем становится излишней. Таковы многие виды семейства Coccinellidae, истребляющие на хлопчатнике громадное количество вредных клещей и тлей (в хлопковых районах Советского Союза исключительно большое значение в качестве истребителя паутинных клещей имеет, например, Stethorus punctillum Ws., а в качестве активнейших истребителей вредных тлей — Coccinella septempunctata L., Adonia variegata Goeze, Adalia bipunctata L. и др.). В условиях Средней Азии отмечалось, что муха-тахина Cnephalia hebes Fall. способна резко снижать численность озимого червя (Agrotis segetum Schiff.) после массового размножения этого вредителя. Яйцееды рода Trichogramma Westw. (семейство Trichogrammatidae) почти во всех хлопкосеющих странах земного шара способны в отдельные годы, то в том, то в другом районе, приносить исключительно большую пользу истреблением яиц вредных совок (семейство Noctuidae).

Виды родов Aphidius Nees, Trioxys Hol. (семейство Aphididae) и некоторые другие паразиты в массе истребляют на хлопчатнике тлей. В хлопковых районах Северного Кавказа, Закавказья и Средней Азии констатирована в отдельные годы гибель гусениц хлопковой совки (Chloridea obsoleta F.) от паразитов из рода Habrobracon Ashm. на 70—90%.

Паразиты второго порядка, как, например, некоторые хальциды (семейство Chalcididae), развивающиеся за счет паразитов вредных тлей, также имеют заметное (в данном случае — отрицательное) экономическое значение.

Таких примеров можно было бы привести много, однако фауна плотоядных животных (и особенно фауна пауков), обитателей хлопкового поля, изучена в настоящее время еще чрезвычайно слабо во всем мире, и в том числе в СССР.

Что касается вредителей хлопчатника, то ареалы распространения многих из них часто весьма разорваны, разбросаны по различным местам хлопкового пояса земного шара. Это объясняется отчасти неполнотой современных знаний о распространении этих животных; особенно неполны наши сведения о распространении вредителей в тех местностях, где энтомологов очень мало, или нет совсем, или они появились там недавно. Например, почти полностью отсутствуют сведения о некоторых хлопководческих районах Африки, имеется весьма малое количество сведений о некоторых районах Ирана, Афганистана, Турции, Китая. Главная же причина разорванности ареалов лежит, несомненно, в заносе вредителей из одной страны в другую самими людьми при их торговых сношениях между собою. Очень многие животные, питающиеся на хлопчатнике и притом принадлежащие как раз к самым серьезным его врагам, переносились из

одной местности в другую, даже с одного материка на другой, из Старого света в Новый, с хлопковыми семенами, с хлопковой тарой, изделиями из сырца, повозками, вагонами, домашними вещами переселенцев, проникали на самолетах и другими путями. Во многих случаях это подтверждено документально. В иных случаях с точностью до года известно, когда именно попал вредитель хлопчатника на свое новое место обитания; известны также порты и города, откуда он был завезен.

Из сказанного о расширении естественных ареалов животных, связанных с хлопчатником, однако, ни в коем случае нельзя делать вывод, что все обитатели хлопчатника могут акклиматизироваться во всем хлопковом поясе земного шара. Наоборот, имеются определенные данные о том, что некоторые виды требуют для своего развития весьма определенных климатических условий. Так, шиповатый червь (Earias insulana Boisd.), например, достиг, повидимому, в настоящее время северных пределов своего распространения (крайний юго-запад Туркмении, юг Армении и Азербайджана); мексиканский коробочный долгоносик (основная форма — Anthonomus grandis Boh.) весьма требователен к зимним температурам, к летней влажности воздуха и не переносит прямых солнечных лучей в течение длительного времени, и т. д. Но есть все же и такие вредители хлопчатника, которые, повидимому, могут существовать в любых условиях, при которых может произрастать и плодоносить хлопчатник; к таким вредителям относится, между прочим, и один из самых серьезных вредителей хлопчатника в мире — розовый червь (Pectinophora gossypiella Saund.).

Наиболее богата и разнообразна фауна животных, питающихся на хлопчатнике, в тропических широтах. По направлению к северу видовой состав фауны постепенно становится все более бедным. Однако из этого правила имеется немало исключений. В новых местах хлопководства, даже расположенных южнее, фауна хлопкового пояса в видовом, а обычно и в количественном отношении беднее, чем в старых районах хлопководства. На Гавайских островах она менее богата, например, чем в Средней Азии или в Закавказье. И это, конечно, естественно, так как в старых районах за длительные сроки хлопководства к данной культуре успевает приспособиться большое количество видов местной фауны, обитавших ранее на дикой флоре или местных культурных растениях. За длительный срок культивирования хлопчатника, естественно, успевает проникнуть и из других мест хлопководства большее количество видов. Разнообразие видового и сортового состава самого хлопчатника также, очевидно, должно благоприятствовать обогащению фауны культуры. Наибольшее разнообразие видового состава обитателей хлопкового растения в тропических странах Старого и Нового света зависит, надо думать, не только от наиболее благоприятных для фауны хлопчатника климатических условий, но и от того факта, что тропические страны являются как раз туземными, аборигенными местами происхождения рода Gossypium L. Фауна хлопчатника в тропических местностях Австралии, где хлопчатник, как известно, не является местным растением, беднее, чем в основных местах происхождения хлопчатника — в тропической Азии, Африке и Америке.

Но даже в северных районах хлопководства, особенно в местах, где культивирование хлопчатника имеет большую давность, фауна его весьма разнообразна, и среди представителей ее имеются виды, способные к массовому размножению, виды, имеющие большое отрицательное хозяйственное значение, резко снижающие величину и качество урожая.

В пределах Советского Союза к настоящему времени отмечено, не считая посетителей только цветов, 177 видов животных, питающихся на вегетирующем хлопчатнике, а также на убранном сырце и на хлопковых семенах.

По классам животных эти 177 видов распределяются следующим образом. К классу круглых червей (Nematodes) принадлежит шесть видов (вообще в живом вегетирующем растении в СССР к настоящему времени

было отмечено 13 видов нематод, но возможность паразитирования на хлопчатнике доказана пока только для шести видов). К классу брюхоногих моллюсков (Gastropoda) принадлежат три вида, к классу ракообразных (Crustacea) — один вид, к классу паукообразных (Arachnoidea) — три вида, к классу насекомых (Insecta) — 156 видов, к классу млекопитающих (Mammalia) — восемь видов.

Подавляющее большинство животных, обитающих на хлопчатнике в СССР, как и в других хлопководческих странах, принадлежит, как видим, также к насекомым.

По отрядам насекомые эти распределяются так: к отряду прямокрылых (Orthoptera) принадлежит 26 видов, к отряду пузыреногих (Thysanoptera) — пять видов, к отряду равнокрылых хоботных (Homoptera) — 25 видов, к отряду полужесткокрылых (Hemiptera) — 11 видов, к отряду жесткокрылых (Coleoptera) — 53 вида, к отряду двукрылых (Diptera) — два вида, к отряду чешуекрылых (Lepidoptera) — 34 вида.

Как и в других хлопковых районах мира, в СССР по богатству видов господствующими группами среди обитателей хлопчатника являются жесткокрылые и чешуекрылые; весьма разнообразны, так же как и в других местах хлопководства, представители отряда равнокрылых хоботных.

Обращает на себя внимание обилие в СССР видов прямокрылых, для которых отмечено питание на хлопчатнике (около 17% всего видового состава насекомых, тогда как в энтомофауне хлопчатника во всем мире они составляют менее 7%). Следует иметь в виду, однако, что большинство прямокрылых, отмеченных на хлопчатнике в СССР, не имеет с этой культурой сколько-нибудь тесных связей; они являются кратковременными пришельцами из других биотопов, особенно из сорнякового окружения полей, и обычно не имеют для хлопчатника сколько-нибудь заметного экономического значения.

Характерно также отсутствие в биоценозе хлопковых полей Советского Союза термитов. Но термиты, как известно,— обитатели южных широт, а те немногие виды термитов, которые встречаются в пределах хлопководческих районов СССР, приурочены по преимуществу к пустынным и полупустынным стациям неполивных участков.

II. Отрицательное хозяйственное значение вредителей хлопчатника

При большой недостаточности и отрывочности учетов потерь от вредителей на хлопчатнике, убытки во всем мире грубо можно оценить не ниже 30—35% ежегодного валового сбора, в отдельных же случаях и в отдельные годы, особенно при массовом развитии розового червя, они значительно выше. Наиболее полные сведения об убытках от вредителей хлопчатника получены в Советском Союзе, а из зарубежных стран — в США; в остальных же странах служба учета потерь от вредителей на хлопчатнике вообще не налажена, имеются лишь отрывочные сведения для отдельных районов или отдельных хозяйств и об отдельных вредителях.

Убытки от вредителей хлопчатника в Советском Союзе в последние годы составляли 6—10% ежегодного валового сбора; в Закавказье — из-за хлопковой совки — убытки несколько больше, чем в Средней Азии и новых районах хлопководства. К этому нужно добавить, что урожай с поврежденных полей теряет не только в количестве, но и в качестве (снижается крепость и длина волокна, затрудняется очистка сырца, приобретаются различного рода пороки, обусловливающие склеивание и спутывание волоконец и т. д., ухудшаются процент всхожести и энергия всхожести семян, падает выход масла из семян).

Потери от вредителей в Советском Союзе за последние годы резко снизились благодаря планомерной борьбе с ними и продолжают далее снижаться по мере более детального изучения экологии вредителей и разработки новых, более эффективных, предупредительных и истребительных

средств борьбы с ними, методики применения этих средств и усовершенствования механизации дела защиты растений.

Еще в 1928 г. потери от вредителей хлопчатника в Средней Азии (в то время цифры имелись лишь для отдельных районов) достигали не менее 30% урожая, а Муганское хлопководство Азербайджана теряло из-за вредителей более 50%.

В США в настоящее время, как и 20 лет назад, гибнет не менее 15% валового сбора хлопчатника (по цифрам 1929 и 1943 гг.). В 1943 г., например, в США под посевом хлопка было 21 942 тыс. акров, с которых был получен урожай стоимостью в 1 млрд. 130 млн. долларов, при убытках от вредителей в 169 млн. 497 тыс. долларов. Ранее, когда служба борьбы с вредителями в США была развита значительно слабее, потери были еще более значительными. Так, в 1919 г. в США погибло от вредителей в среднем 54,4 английского фунта волокна с 1 акра, что составляет 25% среднего урожая, в 1920 г. убытки возросли до 30% (около 73 английских фунтов волокна с 1 акра) и в 1921 г.— даже до 45% (около 109 английских фунтов волокна с 1 акра). Само собой разумеется, что в Америке, как и в любой стране, вредители хлопчатника снижают не только величину урожая, но и его качество.

Несмотря на большое видовое разнообразие фауны хлопчатника, заметное экономическое значение имеют для этой культуры сравнительно немногие виды. Главнейшими вредителями хлопчатника являются следующие виды.

1. Галловый клещик (Eriophyes gossypii Banks.) — вредит в Бирме, Индии, в Западной Африке, на Больших и Малых Антильских о-вах, в Бразилии. По данным из Индии, поврежденные этим клещиком растения теряют до 30% урожая.

2. Паутинные клещи (семейство Tetranychidae) распространены в хлопководческих странах повсеместно. Особенно вредят они в странах Ближнего Востока, в Средней Азии и Закавказье, в орошаемых районах США и Южной Америке. В Средней Азии и Закавказье вредит клещик Tetranychus urticae Koch., в США преимущественно T. bimaculatus Harvey, в Перу — T. peruvianus McGr. Иногда клещи губят на отдельных полях весь урожай, часты случаи недобора более половины урожая. Длина волокна в коробочках, собранных с сильно зараженных кустов, укорачивается, энергия прорастания семян заметно падает.

3. Сверчки подсемейства Gryllinae Kirby в хлопковых районах дальневосточных стран, в Малайе, Индонезии и на Ближнем Востоке, в некоторых районах Средней Азии и Закавказья, в Африке и Вест-Индии встречаются на хлопковых полях в больших количествах и в массе перегрызают стебельки всходов и объедают листья молодых растений. В Средней Азии, в Закавказье и в прилегающих к ним странах вредят в основном Acheta deserta Pall. и A. burdigalensis Latr., в Южной Африке и в западном полушарии — Gryllus assimilis F., в Индонезии, Малайе, в Бенгалии и Китае — Brachytrypes portentosus Lichet.

4. Саранчовые насекомые (Acridodea) нередко являются причиной гибели посевов хлопчатника на значительных площадях. Наиболее сильно вредят: а) марокккская кобылка (Dociostaurus maroccanus Thnb.) — в СССР, Афганистане, Иране, Месопотамии, на о-ве Кипр; б) Zonocerus elegans Thunb. и Z. variegatus L.— в Экваториальной и Южной Африке и на о-ве Мадагаскар; в) схистоцерка (Schistocerca gregaria Försk.) — весьма серьезный вредитель в Судане, Восточной, Экваториальной и Северной Африке, на юге Ирана, в Месопотамии, в некоторых районах Северной Индии. В годы массовых размножений совершает опустошительные залеты на всю территорию Северной Индии, Ирана, Афганистана, Турции, на юг Европы, а при особенно больших размножениях — и на территорию закавказских республик и южных частей Средней Азии; г) прусик (прус) (Calliptamus italicus L., а отчасти и некоторые другие ви-

ды рода Calliptamus Serv.) — в СССР, Афганистане, Иране, Турции, Кашгаре; д) Melanoplus differencialis Thomas и M. mexicanus Sauss.— в юго-западной части США.

5. Пузыреногие (Thysanoptera) иногда в значительном количестве сосут листья хлопчатника едва ли не во всех хлопковых районах мира, чем заметно замедляют развитие растений, особенно в начальный период их роста. Не исключена возможность переноса трипсами вирусных заболеваний. Широко распространенный в субтропических и тропических районах Heliothrips haemorrhoidalis Bouché на островах Вест-Индии считается основным виновником обесцвечивания коробочек; значительными вредителями считаются также H. indicus Bagn.— в Южной Индии и в Судане, H. fasciatus Perg.— на юго-западе США и в Мексике, H. rubrocinctus Giard — в Вест-Индии и в Бразилии, Frankliniella tritici bispinosa Morg.— в США, Thrips arizonensis Morg.— в США, T. tabaci Lind.— во всем хлопковом поясе земного шара.

6. Хлопковая цикада (Cicadatra ochreata Mel.). Близ границ оазисов в Туркмении и Узбекистане зарегистрированы случаи весьма большого повреждения хлопчатника этим видом. Так, в 1926 г. на отдельных полях Каракульского района Узбекистана им было погублено до 40% хлопковых кустов, в 1928 г. в том же районе гибель хлопковых кустов доходила на отдельных полях до 25%. Вред причиняется перерезанием сосудистой системы стеблей яйцекладом при откладке яиц. Подобные же повреждения отмечались и при яйцекладке Cicada cinctifera Uhl. в Аризоне, C. erratica Osb.— в Луизиане, Cicadatra hyalina F. и C. glycyrrhizae Kolen.— в Закавказье и C. querula Pall.— в Туркмении и Узбекистане.

7. Цикадки семейства Jassidae переносят вирусные заболевания хлопчатника. Наиболее известен вред видов рода Empoasca Walsk., в частности E. facialis Jac. в Восточной Экваториальной Африке, в Нигерии, в Западной Африке, в Сомали, Судане, Свазиленде и Трансваале, E. libyca Berg.— в Судане, E. devastans Dist., E. gossypii De Long. и E. notata Mel.— в Бирме и Индии, E. biguttula Mats — в Китае, E. terra-reginae Paoli — в Австралии.

8. Алейродида (Bemisia gossypiperda Mis. et Lam.) — серьезный вредитель хлопчатника в разных местах Индии. Урожай на зараженных кустах резко падает, качество волокон заметно снижается.

9. Листовые тли (Aphidodea) во всех хлопководческих странах приносят большие убытки, понижая урожай и качество хлопкового волокна. На экспериментах тлей развиваются сажистые грибки, что еще более снижает качество волокна. Наиболее серьезным вредителем во всех хлопководческих районах мира является хлопковая тля (Aphis gossypii Glov.). Весьма ощутителен вред от акациевой тли (A. laburni Kltnb.), особенно в странах Ближнего Востока, в Средней Азии, Закавказье и в Западной Африке, и от большой хлопковой тли (Acyrthosyphon gossypii Mordv.) — в Средней Азии, Закавказье, в Мазандеранской провинции Ирана.

10. Корневые тли (Aphidodea). Сосание тлей на всходах приводит к замедлению развития, а иногда и к полной гибели растений. Ощутительный вред констатирован на отдельных полях в Средней Азии, Закавказье и в новых районах хлопководства СССР от широко распространенного в Европе, Азии и Америке вида Trifidaphis phaseoli Pass. и в США и Аргентине — от Anuraphis maidiradicis Farbes.

11. Кокциды (Coccodea). Весьма заметное отрицательное хозяйственное значение имеют нижеследующие виды. а) Щитовка Pinnaspis minor Mask. в некоторых местностях Экваториальной и Южной Америки, на о-вах Антильских и Фиджи считается самым важным из хлопковых вредителей. б) Подушечницы Pulvinaria jacksoni Newst. вредят в Экваториальной и Южной Африке и P. maxima Green —в Южной Индии,

в) Черный червец (Saissetia nigra Nietn.) в Вест-Индии и на Цейлоне считается одним из наиболее серьезных вредителей хлопчатника. г) Широко распространенный полушаровидный червец (S. hemisphaerica Targ., более известный в хлопководческой литературе под названием S. cotteae Wlk.) заметно вредит в Вест-Индии и Перу. д) Не менее широко распространенный оливковый червец (S. oleae Bern.) отмечается в качестве заметного вредителя хлопчатника в Южной Африке, на Вирджинских о-вах, в Перу). е) Мучнистые червецы (род Pseudococcus Westw.), из которых наиболее важным вредителем является P. virgatus Ckll., вредят в Южной Индии, Бирме, на о-ве Занзибар, в Южной Африке, на о-вах Антильских и Фиджи. На о-ве Пуэрто-Рико отмечалось повреждение этим червецом до 30% коробочек на полях.

12. Клопы-щитники (Pentatomidae). Из многих видов этого семейства, сосущих на хлопчатнике, особенно заметный вред приносят: а) Chlorochroa ligata Say. и C. sayi Stal., вызывающие заболевание сырца в коробочках на юге США и в Центральной Америке; б) Nezara viridula L., вызывающий осыпание бутонов и недоразвитие семян; волокно теряет в весе до 83% и остается тонким и непрочным, процент выхода волокна сильно падает; клоп передает болезни волокна; распространен в Иране, Месопотамии, в большинстве хлопководческих районов Африки, в Вест-Индии, в США; наличие клопа отмечено и на крайнем юго-востоке Азербайджана, но в нехлопковых районах; в) Calidea dregii Germ., C. apicalis Schoat., C. bohemani Stal. вызывают осыпание бутонов и завязей хлопчатника в Восточной Экваториальной Африке и C. natalensis Stal.— в Западной Экваториальной Африке; г) Tectocoris lineola F. заражает коробочки бактериальными болезнями и болезнью, вызываемой грибком Fusarium moniliforme в Австралии, на Новой Гвинее и о-вах Фиджи. T. l. var. cyanipes F. подобным же образом вредит на архипелаге Бисмарка, где он передает паршу и гниль хлопковых коробочек; T. l. var. tongae Boisd. повреждает коробочки на о-вах Тонга (Меланезия).

13. Клопы-кореиды (Coreidae). Наиболее сильно вредят виды рода Leptoglossus Guér., сосущие листья, почки и плодовые органы, особенно L. membranaceus F.— в Восточной Экваториальной Африке; заметно вредят также L. phyllopus L. и L. zonatus Dall.— в США и Мексике, L. oppositus Say.— на юго-западе США, L. baltetus L.— в Вест-Индии.

14. Семенные хлопковые клопики (семейство Myodochidae, род Oxycarenus Fieb.) повреждают семена, которые теряют при этом от 2 до 15% в весе и до 75% всхожести. При попадании клопов в джины волокно загрязняется и приобретает неприятный запах. Особенно серьезными вредителями являются: а) O. hyalinipennis Costa — на юге Ирана, в Месопотамии, на о-ве Кипр, в Северной и Экваториальной Африке, Анголе, Бразилии; б) O. albidipennis Stal. и O. exitiosus Dist.— в Южной Африке и на о-ве Занзибар; в) O. dudgeoni Dist.— в Южной Нигерии; г) O. laetus Kby.— в Бирме, Хо-Ганхе (Индокитай), Индии, на о-ве Цейлон, Месопотамии; д) O. arctatus Walk. и O. luctuosus Montrz.— на севере Австралии; е) O. gossypii Horvath.— в Индокитае и на о-ве Тайвань.

15. Клопы-пачкуны (семейство Pyrrhocoridae, род Dysdercus Am. et Serv.). Вред многочисленных видов пачкунов еще более значителен, чем вред семенных клопиков. Пачкуны передают бактериальные болезни коробочек; семена от их сосания теряют в весе, выход масла понижается. Наиболее значительными вредителями из пиррокорид являются: а) D. superstitiosus F.— в Южной Африке и на о-ве Занзибар; б) D. andreae L. и D. delauneyi Leth.— на Антильских о-вах; в) D. cingulatus T.— в Индии, на Цейлоне, в Индокитае, на Малайском п-ове, в Индонезии, Австралии, на архипелаге Бисмарка; г) D. concicollis Stal.— в Мексике; д) D. nigrofasciatus Stal.— в Судане и Экваториальной Африке; е) D. intermedius Dist.— в Ньясаленде, Южной Родезии, Южной Нигерии;

ж) D. obliquus H. S. и D. obscuratus Dist.— в Мексике; последний вид вредит также севернее — на территории Техаса; з) D. papuensis Dist.— в Меланезии; и) D. ruficollis L.— в Мексике и Южной Америке; к) D. suturellus H. S. — во Флориде, Колумбии, Аргентине.

16. Клопы-мириды (Miridae). Из них наиболее вредны: а) Creontiades debilis Van D.— вызывает опадение завязей и заболевание волокна в Мексике; б) C. pallides Ramb.— производит опадение бутонов хлопчатника в Египте; в) люцерновый клоп (Adelphocoris lineolatus Goeze) в Кашгаре, Средней Азии, Закавказье, странах Ближнего Востока и в европейских хлопкосеющих районах вызывает опадение бутонов; в Узбекистане передает заболевания коробочек; в Средней Азии и Закавказье нападает на хлопчатник, особенно в периоды укосов люцерны; г) A. rapidus Say. в хлопковых штатах США вызывает засыхание вершин кустов; д) Lygus elisus Van Dusee — в Аризоне и Калифорнии отмечены случаи потери на больших площадях до 8% стоимости урожая из-за повреждений, вызываемых сосанием клопа; е) Helopeltis sanguineus Popp. и H. bergrothi Reut. вредят в Экваториальной Африке; растения от сосания клопов хиреют и иногда совсем не развивают коробочек; ж) клоп-прыгун (Psallus seriatus Reut.) — один из наиболее серьезных вредителей хлопчатника в США, особенно в Техасе; от повреждений бутоны буреют и осыпаются; з) Ragmus flavomaculatus Ball. и R. morosus Ball. вызывают опадение завязей, передают болезни коробочек в Южной Индии.

17. Проволочные черви (Elateridae). Личинки повреждают корневую систему, подгрызают корневую шейку всходов, выедают высеянные семена. Видовой состав вредящих хлопчатнику проволочных червей пока изучен слабо. В качестве наиболее серьезных вредителей отмечены: а) Monocrepidius vespertinus Fab.— в США, Мексике и Аргентине, б) Heteroderes bicarinatus Rttr.— в Азербайджане, в) Horistonotus uhleri Horn.— в США (особенно в Южной Каролине и Аризоне), г) Melanotus avitus Cand. и M. conicicollis Rtt.— в Средней Азии, д) Agriotes meticulosus Cand.— в Средней Азии и Азербайджане.

18. Златки (Buprestidae). При значительном повреждении стеблей личинками златок растения не способны зацвести. Особенно вредны: а) хлопковая златка (Sphenoptera gossypii Kerr.) — в Индии, в Судане и Западной Африке, б) S. scebelica Thery — в Сомали, в) S. neglecta Klg. — в Судане и Того, г) Pseudagrilis sopharae L.— в Нигерии.

19. Чернотелки (Tenebrionidae) во взрослом состоянии перегрызают стебельки и объедают листочки молодых растений, личинки повреждают высеянные семена и корни подобно проволочным червям. Из чернотелок заслуживают упоминания: а) Opatroides punctulatus Br.— вредит в Узбекистане; б) малый медляк (Gonocephalum pusillum F.) — в Закавказье; в) G. simplex F.— в южной Африке и в Родезии; г) хлопковая чернотелка (Tentyria striatopunctata Mén.) — в Закавказье; д) Trachynotus geniculatus Haag.— в Родезии; е) носатая чернотелка (Dailognatha nasuta Men.) — в Средней Азии; ж) Blapstinus pimalis Cas.— в США (особенно в Аризоне).

20. Жуки-листоеды (Chrysomelidae). Из них заметными вредителями являются: а) Myochrous longulus Lec.— в Калифорнии и Аризоне; отмечались случаи сплошной гибели всходов на значительных площадях; б) Syagrus calcaratus F.— вредит в Экваториальной Африке; в) S. morio L. и S. puncticollis Lef.— в Восточной Африке; г) S. rugifrons Baly — в Южной Африке отмечалось до 60% гибели всходов на отдельных полях.

21. Стеблевые долгоносики (Curculionidae). Значительный ущерб урожаю хлопчатника приносят: а) Pempheres affinis Est.— в Бирме и Индии, б) Gasterocercodes gossypii Pierce — в Перу и Бразилии, в) Apion armipes Wagn., A. consideratum Ths., A. consimile Wagn., A. constrictum Hartm.— в Восточной Африке, г) A. xanthostylum

Wagn.— в Экваториальной Африке; личинки этого вида, кроме стеблей и ветвей, повреждают также коробочки.

22. Белокаемчатый жук (Pantomorus leucoloma Boh.). Этот многоядный долгоносик является важным объектом внешнего карантина растений Союза ССР. Распространен на юго-западе США (куда проник из Аргентины и Перу в 1936 г.), в Южной Америке, в Новом Южном Уэльсе (в Австралию проник, очевидно, из Южной Америки). Зарегистрированы многочисленные случаи сплошной гибели всходов хлопчатника на больших площадях.

23. Коробочные хлопковые долгоносики (Curculionidae, род Anthonomus Germ.). а) Мексиканский хлопковый долгоносик (Anthonomus grandis Boh.) — один из важнейших вредителей хлопчатника, объект внешнего карантина растений для СССР. Бутоны и завязи хлопчатника в массе опадают от повреждений долгоносика, иногда гибнет весь урожай. В США ежегодно недобирают урожай из-за долгоносика на сумму до 300 млн. долларов. Вредитель поражает там от 25 до 75% коробочек. На о-ве Куба к 1900 г. долгоносик почти совершенно подавил хлопковую культуру. Хлопок стал культивироваться лишь на небольших участках, где вредитель в массе еще не появился. Кроме США, куда долгоносик проник около 1892 г., и Кубы, где он впервые был отмечен в 1876 г., долгоносик встречается в Центральной Америке, на Антильских о-вах и местами в Южной Америке. б) A. vestitus Boh. повреждает бутоны и коробочки в Перу (особенно большие убытки в долине Пиура) и в Эквадоре; подобно мексиканскому долгоносику, чрезвычайно опасный вредитель.

24. Хрущи рода Lachosterna Hope распространены в Северной, Центральной и Южной Америке. На юге США отмечался весьма ощутительный вред от видов: а) L. farcta Lec., б) L. lanceolata Say и в) L. cribrosa Lec. Вред от хрущей был исчислен в 1918 г. в Техасе в 20 тыс. долларов. Молодые растения от повреждений погибают. Вред от личинок на хлопчатнике не был констатирован.

25. Хлопковый комарик (Contarinia gossypii Banks.) является существенным вредителем бутонов хлопчатника в Индии и на Антильских о-вах.

26. Ростковая муха (Chorthophila florilega Zett.) повреждает высеянные семена, проростки, а иногда и молодые всходы; широко распространена в Европе, Азии и Северной Америке. Серьезные повреждения были отмечены в Азербайджане и Средней Азии.

27. Хлопковые моли-плодожорки (семейство листоверток Tortricidae, семейство узкокрылых молей — Cosmopterygidae, семейство Elachistidae и семейство выемчатых молей — Gelechiidae). Гусеницы выедают семена, бутоны, цветы и завязи. Молодые бутоны и завязи от повреждений осыпаются; снижается процент выхода волокна, длина и крепость его; семена уменьшаются в весе; процент всхожести семян снижается; выход масла из семян падает. Особенное значение из этой группы вредителей имеют: а) листовертка Argiroploce leucotreta Meyr.— в Экваториальной Африке; б) узкокрылая моль Batrachedra rileyi Wals.— в США и на Гавайских о-вах; в) Pyroderces simplex Wlsm.— в Северной и Средней Африке и северо-восточной Бразилии; г) P. pyrrhodes Meyr.— в северных районах Австралии; д) моль P. coriacella Suell.— в Экваториальной Африке и Индонезии; е) розовый коробочный червь (Pectinophora gossypiella Saund.) — один из самых серьезных вредителей хлопчатника в мире. Египет часто недобирает из-за повреждений, наносимых розовым червем, от 30 до 40% урожая, а с позднеспелых сортов — даже до 80%. В Бразилии потери исчисляются в 30—66% урожая. На Гавайских о-вах вредитель почти полностью подавил хлопководство, губя от 50 до 99% коробочек. В Пакистане заражение розовым червем достигает 3% хлопковых коробочек и более, в Аданском районе Турции — 10%. Некоторые авторы исчисляют общие потери ми-

рового хлопководства от розового червя в 20—25% урожая ежегодно. Розовый червь распространен на большей части хлопковой зоны земного шара. В СССР он отсутствует и является важнейшим объектом внешнего карантина растений.

28. Огневки (семейство Pyralididae). а) Margaronia indica Saund. Вредит хлопчатнику, объедая листву в Индии, Индокитае, на о-вах Фиджи, в Западной Африке; б) Sylepta derogata F., кроме листьев, иногда значительно повреждает коробочки; вредит в Китае (в Цзянсу в некоторые годы снижает урожай до 40%), в Корее, Индии, Индокитае, на Малайском п-ове, на о-ве Цейлон, в Экваториальной Африке; в) Dichocrocis punctiferalis Guen. в Индии, на Цейлоне, на Малайском архипелаге и в северо-восточной Австралии приносит вред, повреждая стебли и особенно плодовые органы; г) кукурузный мотылек (Pyrausta nubilalis Hb.) в некоторых районах Советского Союза и в Иране нередко губит вершины стеблей и вызывает отмирание ветвей; д) Phycitia infusella Meyr. является серьезным вредителем верхушек стеблей и ветвей в Пакистане.

29. Большой винный бражник (Chaerocampa celerio L.). Отмечены случаи сплошного объедания листвы хлопчатника на больших площадях гусеницами этого широко распространенного бражника в Экваториальной Африке.

30. Шиповатые черви (гусеницы рода Earias Hb., семейство Cymbidae) повреждают вершины стеблей, бутоны, цветы и коробочки, вызывают массовое опадение завязей; волокно в поврежденных коробочках загнивает. Наиболее опасными являются следующие виды: а) Earias insulana Boisd.— Индия исчисляет убытки от этого вредителя в 10—25 млн. рублей золотом ежегодно; число погубленных им коробочек хлопчатника здесь колеблется обычно от 10 до 75%. В Египте в период до 1912 г. шиповатые черви уничтожали от $1/4$ до $2/3$ урожая ежегодно; позднее, благодаря принятым мерам, вред значительно уменьшился, но все же убытки в отдельные годы достигают нескольких миллионов и даже десятков миллионов рублей золотом. В Иране на многих полях гибель плодовых органов хлопчатника от шиповатых червей достигает 10—25%, в Ираке — 30—70%. В СССР в небольшом количестве шиповатый червь обнаружен на крайнем юго-западе Туркмении, на юге Армении и Азербайджана. б) E. fabia Gram. приносит очень серьезный вред в Индокитае, на Малайском п-ове, на о-вах Суматра, Ява, Новая Гвинея и соседних с ними островах, на севере Австралии, на о-вах Фиджи, в Индии, на о-вах Цейлон и Тайвань. в) E. biplaga Wlk. является одним из наиболее серьезных вредителей хлопчатника в Южной и Экваториальной Африке. г) E. chromataria Wlk. вредит в Африке, как и E. insulana Boisd., но в значительно меньшей степени. д) E. luteorubra Hmps., E. ochrophylla Turner, E. parallela Lucas., E. huegeli Rog., E. subviridis Lucas совместно с E. insulana Boisd. и E. fabia Cram. заметно вредят в Австралии; из этого комплекса шиповатых червей наибольшее отрицательное хозяйственное значение имеет E. huegeli Rog., вред от которого отмечался также на о-вах Фиджи. е) E. cupreoviridis Walk. в некоторых районах Китая губит к осени 30—40% коробочек; в 1918—1921 гг. убытки на хлопчатнике были оценены в 63 млн. долларов.

31. Ночницы, повреждающие плодовые органы (семейство Noctuidae). а) Хлопковая совка (Chloridea obsoleta F.) чрезвычайно широко распространена по всему хлопковому поясу земного шара; почти повсеместно, в том числе и в хлопковых районах СССР, является серьезным вредителем хлопчатника. В некоторых местах недоборы урожая из-за хлопковой совки определяются в 10—15%. Из советских хлопковых районов особое значение имеет в Муганской степи Азербайджана. В годы массового размножения этого вредителя Азербайджан терял от 20 до 30% урожая, а в ряде колхозов, где борьба с совкой не была налажена, потери достигали иногда даже 70%. В Средней Азии наиболь-

ший вред приносит в южном Таджикистане. В обычных случаях недобор урожая из-за хлопковой совки в Узбекистане исчисляется в 0,5—1,5% валового сбора. б) Суданский коробочный червь (Diparopsis castanea Hmps.) в некоторых местах Восточной Африки в отдельные годы уничтожает до 80% урожая; распространен во всех хлопковых районах Африки, кроме Капской колонии и северных областей.

32. Ночницы, объедающие листву хлопчатника (семейство Noctuidae), иногда уничтожают ее целиком на больших площадях, что резко сказывается на урожае; кроме листвы, повреждают изредка бутоны и коробочки или вгрызаются внутрь стеблей; у всходов иногда перегрызают корневую шейку. Наибольший вред приносят следующие виды: а) Prodenia litura F., распространенная в Индии, на юге Ирана и Турции, в Египте, в Экваториальной и Южной Африке, на о-ве Занзибар; особенно вредоносна в Египте. б) P. ornithogalli Quen. вредит на юге США и на Антильских о-вах. в) Карадрина (Laphygma exigua Hb.) распространена в Индии, Афганистане, Иране, среднеазиатских и закавказских республиках СССР, в Юго-Восточной и Южной Африке, на юго-западе США; в СССР карадрина иногда дает массовое размножение, в обычные же годы вред от нее исчисляется от 0,5—1,5% валового сбора урожая. г) Laphygma frugiperda S. et A. вредит на юге США и на Антильских о-вах. д) Листовой хлопковый червь, или алабама (Alabama argillacea Hb.); в худшие годы США теряют из-за этого вредителя до 30 млн. долларов, убытки в 15—20 млн. долларов в год не считаются редкостью; вредит также на Антильских о-вах, где причинил громадный ущерб вскоре же после введения там культуры хлопчатника (1903 г.), в Средней и Южной Америке; в США и Вест-Индии вредитель не перезимовывает, ежегодно в массе залетая с юга заново. е) Cosmophila erosa Hb. серьезно вредит в Индокитае, Индии, на о-ве Цейлон, на востоке Австралии и Экваториальной Африки. ж) C. flava F. вредит на Малайском п-ове, в Южной и Экваториальной Африке. з) C. auragoides Guen.— в Южной Африке. и) Tarache notabilis Wlk., а отчасти также другие виды того же рода (T. opalinoides Guen., T. nitidula F., T. marmoralis F., T. catena Sow.) иногда в ощутительных размерах уничтожают листву хлопчатника в северо-западных провинциях Индии. к) Xanthodes graellsi Feist. заметно вредит в Индии, в Судане, в Восточной Экваториальной и Южной Африке.

33. Подгрызающие черви (семейство Noctuidae, подсемейство Agrotinae). Гусеницы этих совок перегрызают стебельки молодых растений, повреждают корневую шейку и корневую систему, съедают прорастающие семена, что вызывает сильное изреживание посевов и создает иногда необходимость подсевов и пересевов хлопчатника. а) Озимый червь (Agrotis segetum Schiff.) широко распространен в Европе, Африке и Азии; особенно вредит в северо-западной Индии, Афганистане, Иране, в хлопковых районах СССР. б) A. spinifera Hb. наносит вред в северо-западной Индии и Восточной Экваториальной Африке.

34. Rhodoneura terminalis Wlk. (семейство Thyrididae) повреждает плодовые органы, подобно коробочным червям из семейства Noctuidae. Ощутительные повреждения отмечались на западе Мексики, в Сальвадоре, Коста-Рике и на о-ве Гаити.

35. Волнянки (род Euproctis Hb., семейство Lymantriidae). Гусеницы объедают листву и молодые побеги, оплетая их паутинкой. Хлопчатнику вредят преимущественно: а) Euproctis producta Walk.— в Восточной Экваториальной Африке и на о-ве Занзибар; б) E. fraterna Mo., E. flava F., E. xanthorrhoea Koll.— на северо-западе Индии; в) E. virguncula Walk.— в Африке.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ НАСЕКОМЫХ — ВРЕДИТЕЛЕЙ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД В ЗАСУШЛИВЫХ РАЙОНАХ ВОСТОЧНОЙ ГРУЗИИ

Д. И. ЛОЗОВОЙ

Тбилисский ботанический сад АН Грузинской ССР

Высокие температуры и засушливость летних месяцев свойственны значительной части территории Восточной Грузии, в особенности району по долине р. Куры от г. Гори до Гардабани (Караязы) и далее за пределами республики.

Недостаточное увлажнение определяется не только малым количеством осадков, но также высокой термикой и частыми ветрами, обычно суховейного характера, обладающими большой иссушительной силой. Наряду с ветрами, интенсивному испарению способствует чрезвычайно слабая способность местных почв (Рустави, Гардабани) к удержанию влаги.

В условиях засушливости, при отрицательном балансе увлажнения на протяжении большей части года, здесь сравнительно хорошо выражен поздневесенний максимум осадков, период которых обычно резко сменяется летней засухой. Влияние засухи сказывается как на вегетации растений, вызывая замедление и даже полную приостановку их роста, так и на жизнедеятельности насекомых, в данном случае вредителей ксерофильных редколесий, прикуринских пойменных, а отчасти и широколиственных низинных лесов с преобладанием различных видов дуба.

По П. З. Виноградову-Никитину (1924), засуха, приостанавливая вегетацию деревьев, обусловливает тем самым образование «лишних» годовых колец, число которых на поперечном срезе дерева не соответствует в таких случаях возрасту и может превышать последний во много раз. Показательны в этом отношении такие породы местных ксерофильных редколесий и парковых насаждений, как различные виды можжевельников, эльдарская сосна, некоторые крушины, фисташник дикий, каркас, желтинник, держидерево и др. Число ложных колец, образующихся в течение года, очевидно, соответствует числу засушливых периодов.

Характер влияния летней засухи на насекомых, как непосредственного, так и косвенного, связанного с качественными изменениями листьев повреждаемых деревьев и понижением резистентности последних, определяется, в частности, особенностями образа жизни отдельных видов. Данные Б. П. Уварова (1931) и Д. Н. Кашкарова (1944) об обилии насекомых и их активности в засушливых странах весной и осенью и, наоборот, об исчезновении их на время сухих и жарких летних месяцев характеризуют в известной мере и поведение вредителей древесных пород в насаждениях засушливых районов Восточной Грузии.

Помимо летней диапаузы (эстивации) — обычной формы физиологического приспособления насекомых к перенесению неблагоприятных влияний летнего периода, широко наблюдается в местных условиях факультативная диапауза (Кожанчиков, 1948), или задержка в разви-

тии, характерная для насекомых гомодинамического типа (нормально не диапаузирующих) и непосредственно вызываемая неблагоприятными факторами среды (Шовен, 1953).

I

Относительно мало уязвимы для засухи и высоких температур виды насекомых, отличающиеся скрытым образом жизни. В этом отношении показательны для рассматриваемой территории такие массовые вредители сосны в культурах и в парковых насаждениях, как зимующий сосновый побеговьюн (Evetria buoliana Schiff.) и стволовая огневка (Dioryctria splendidella Hs.); обычно весьма многочисленны различные вредители плодов и семян и, наконец, скрытностволовые виды. В отношении последних засуху, снижающую устойчивость деревьев некоторых пород особенно резко, нельзя не рассматривать как фактор, косвенно стимулирующий их деятельность. Некоторые виды короедов и других стволовых вредителей в местных условиях относятся к наиболее важным в хозяйственном отношении видам по причине их приспособленности к заселению деревьев в летние месяцы. Наиболее типичным в сухих сосняках Горийского района является вершинный короед (Ips acuminatus Gyll.) — наиболее обычный и важнейший вредитель сосны (Лозовой, 1949). Неоднократно наблюдавшиеся на протяжении последних лет случаи поражения загущенных сосновых молодняков вершинным короедом на каменистых склонах Атенского ущелья (Горийский район) свидетельствуют о том, что загущенность посадок, ограничивающая, как известно, деятельность многих вредных насекомых, может иметь отрицательное значение в случаях сочетания засушливого, жаркого климата со слаборазвитыми почвами.

Чрезвычайно высокая поражаемость ильмовых в районах Тбилиси и Гардабани также обусловлена часто наблюдающимися случаями их заселения некоторыми видами заболонников и других насекомых в летний, критический в связи с засухой период (Лозовой, 1948). По той же причине на косточковых в этих районах очень обычен морщинистый заболонник (Scolytus rugulosus caucasicus Butov.), а на ясенях в неполивных условиях окрестностей Тбилиси (Худадовский лес) наблюдались в 1952 и 1953 гг. поселения исключительно масличного лубоеда (Hylesinus oleiperda F.), вылет молодых жуков которого происходит здесь обычно в июне, а заселение новых деревьев совпадает со временем их наибольшей ослабленности под влиянием засухи.

В качестве представителей других групп насекомых, численность которых повышается в ослабленных недостаточным увлажнением насаждениях, следует отметить плодового усача (Cerambyx dux Fald), черную корневую златку (Capnodis tenebrionis L.), древесницу въедливую (Zeuzera pyrina L.), пахучего древоточца (Cossus cossus L.) и др.

II

Среди открыто живущих моновольтинных (имеющих годовую генерацию) видов, в развитии которых диапауза является обязательным звеном цикла, выделяется группа серьезных вредителей, успевающих закончить период активной жизни и перейти в состояние облигаторной диапаузы с наступлением засушливой жаркой погоды. К ним, в частности, относятся непарный шелкопряд, кольчатый шелкопряд, плодовая моль (Hyponomeuta padellus L.), боярышница, каркасовая огневка (Acrobasis celticola Stgr.), ясеневая огневка (Phycita nephodeela Rag.), дубовая листовертка (Tortrix viridana L.), палевая листовертка (T. loefflingiana L.) и многие другие.

Высокий температурный режим летних месяцев, видимо, не всегда оказывает отрицательное влияние на диапаузирующие стадии перечис-

ленных видов; для непарного шелкопряда, например, он является необходимым, обусловливая нормальное прохождение стадии яйца (K. Tuleshkov, 1935).

Тот же фактор резко ограничивает развитие и размножение моновольтинных видов, питающихся и сохраняющих активность в течение всего лета. Типичны в этом отношении златогузка и дубовый блошак (Haltica saliceti Ws.). Оба вида отличаются ксерофильностью, хорошо заметной в увлажненных лесах Восточной и в особенности Западной Грузии; в засушливых и жарких районах они проявляют вообще свойственное насекомым стремление к влаге в условиях ее дефицита (Арнольди, 1952). Размножение златогузки и дубового блошака особенно сильно ограничивается в зоне засушливых районов — до 500—600 м над ур. м., в частности в пределах Тбилиси; в то же время в насаждениях горных окрестностей, находящихся всего лишь в нескольких (по прямой) километрах от города, но расположенных выше над уровнем моря, как златогузка, так и дубовый блошак размножаются в отдельные годы в громадном количестве и наносят лесам серьезный вред.

III

Летняя диапауза (эстивация), как и факультативная летняя диапауза, или приостановка в развитии, непосредственно возникающая под прямым и косвенным (качественные изменения листьев, в частности их загрубение) влиянием засушливой жаркой погоды, характерны для многих поливольтинных видов насекомых.

Загрубение дубовой листвы и крайне ограниченный в засушливых, жарких районах рост летнего подгона «ивановых побегов» препятствует, например, размножению широкоминирующей моли (Coriscium brongniardellum F.). Развитие гусениц этой моли, как показали наблюдения З. М. Саниной (1949), возможно лишь при откладке яиц на листья молодых побегов, поэтому вторая генерация развивается за счет летнего подгона (Вебер, 1932). Нередко повышенная численность широкоминирующей моли наблюдается в дубравах Западной Грузии (Абхазия), где этому благоприятствует высокая относительная влажность воздуха, положительно влияющая на рост побегов, а согласно исследованиям З. М. Саниной (1949), видимо, и непосредственно на выживаемость бабочек.

Платановая моль (Lithocolletis platani Stgr.) диапаузирует в условиях Тбилиси и его окрестностей в стадии гусеницы во второй половине лета. Трехлетними наблюдениями Т. И. Жижилашвили (1952) установлено, что гусеницы I и II возрастов третьего поколения впадают в диапаузу в начале июля, при температуре 27,1—27,8° и относительной влажности воздуха 51—55%. Активность гусениц восстанавливается в начале второй половины сентября, при температуре 16,3—19,0° и относительной влажности 67—75%.

Т. В. Алхазишвили (1954) отметила в условиях Восточной Грузии летнюю диапаузу во взрослой стадии у вредителя колосовых культур — мухи-зеленоглазки (Chlorops pumilionis Bjerk.), на продолжительное диапаузирование которой в южной (степной) зоне указывал ранее В. Н. Щеголев (Бей-Биенко и др., 1949). Мухи второй генерации укрываются на время жаркой погоды (июль — август) под пожнивными остатками, сохраняя малоактивное состояние и возобновляя яйцекладку в начале сентября.

В состоянии диапаузы в предкуколочной стадии проводит вторую половину лета значительная часть закоконировавшихся личинок второго поколения розанного пилильщика (Arge rosae L.) — одного из наиболее серьезных в местных условиях вредителей розового куста. В первой половине сентября происходит дружный лёт пилильщика и последую-

щее развитие третьего и даже четвертого — в годы с благоприятной осенью — поколения.

Летняя диапауза, длительность которой определяется продолжительностью засухи, характерна для многих представителей семейства листоедов (Chrysomelidae) (Уваров, 1931). В местных условиях в жаркий период диапаузирует во всяком случае часть жуков тополевого (Melasoma populi L.) и ильмового (Galerucella luteola Müll.) и листоедов. Приостановка в размножении тополевого листоеда, для которого характерна четырехкратная генерация, бывает выражена более или менее резко в связи с происходящей обычно гибелью яиц и личинок, в особенности первых возрастов, при наступлении сухой, жаркой погоды. Жуки, часть которых также погибает, вновь приступают к размножению лишь с наступлением осеннего понижения температуры, в сентябре (Ходжеванишвили, 1955).

Аналогичное влияние оказывает засуха и на размножение ильмового листоеда, развивающегося в двух поколениях. Положение И. В. Кожанчикова (1948), согласно которому диапауза «не обязательно сопровождается потерей активности, но всегда прекращением развития», может быть отнесено к жукам упомянутых и других видов листоедов, которые, несмотря на приостановку в развитии, сохраняют некоторую активность; в лаборатории или при соответствующих микроклиматических условиях в природе у берега реки или оросительного канала они продолжают размножаться.

IV

Избегая перегрева, многие насекомые, как известно, перемещаются в течение дня в пределах кормового растения, находя таким образом благоприятные условия в верхних или нижних частях кроны, или уходят в почву. Некоторые виды используют почву как убежище для переживания всего сухого, жаркого периода года; в пределах рассматриваемых нами районов это, однако, не всегда оказывается возможным.

Местные лесные почвы, часто относительно тяжелые или каменистые, слабо развитые и деградированные, очень часто оказываются неблагоприятной средой не только для размножения типичных почвенных насекомых, но и для видов, лишь частично связанных в своем развитии с почвой. Так, например, высокие температуры, отрицательно влияющие на рост гусениц и развитие куколок зимней пяденицы, являются, по мнению И. В. Кожанчикова (1950), наиболее важным фактором, ограничивающим распространение этого вредителя. Высокий термический режим летних месяцев в условиях Закавказья часто определяет характер прохождения летнего периода жизни в почве куколок пяденниц зимней и обдирала, а следовательно, и размножения этих бабочек (Лозовой, 1953).

В связи с указанными особенностями почвенного режима ограничивается, а часто полностью исключается возможность характерных для личинок хрущей вертикальных миграций, благодаря которым они избегают чрезмерного охлаждения зимой и перегрева летом.

Ряду видов насекомых в засушливых районах Закавказья, очевидно, свойствен ночной образ жизни, являющийся причиной их малой изученности. Показательно, в частности, что долгоносик (Otiorrhynchus kirschi Stierl.) был лишь выявлен в парковых насаждениях Тбилиси в качестве относительно серьезного вредителя листвы различных листопадных и вечнозеленых древесных пород, тогда как описан он был в 1876 г. и при этом также из Тбилиси (O. Schneider и H. Leder, 1878). Жуков в массе удается собирать в июле — августе при отряхивании поврежденных деревьев в ночные часы; с рассветом они прячутся в подстилке, под камнями, в трещинах коры и в других укромных местах. В связи с этим они

долгое время оставались неизвестными как вредители. Следует отметить, что в пасмурные дни единичные жуки встречаются и на листьях (обычно не питаются).

Выводы

Высокий температурный режим и засушливость некоторых районов Восточной Грузии, в особенности по долине р. Куры от г. Гори до Гардабани и далее за пределами республики, оказывают ярко выраженное влияние как на характер и рост лесных и парковых насаждений, так и на обитающих в пределах последних насекомых — вредителей древесных пород.

Характерным для засушливых, жарких районов Восточной Грузии является сравнительное обилие и активность насекомых весной и осенью и, наоборот, их отсутствие или малочисленность в жаркий период.

Наиболее важное в хозяйственном отношении место среди вредителей древесных пород занимают виды скрытноживущие, и прежде всего скрытностволовые, из числа которых некоторые приспособлены к заселению деревьев в летнюю засуху, снижающую резистентность деревьев и косвенно стимулирующую, таким образом, деятельность вредителей.

Среди открыто живущих видов, преимущественно вредителей листвы, выделяются моновольтинные виды, успевающие перейти в состояние облигаторной диапаузы с наступлением засушливой, жаркой погоды, способствующей при этом нормальному прохождению диапаузы у некоторых насекомых. Моновольтинные виды, сохраняющие активность и питающиеся в течение всего лета, резко ограничиваются в развитии и размножении, в особенности в полосе, расположенной на высоте до 400—600 м над ур. м.

Летняя диапауза (эстивация), а также факультативная летняя диапауза, или приостановка в развитии, непосредственно возникающая под прямым и косвенным (загрубение листьев) влиянием засушливой, жаркой погоды, характерны для многих поливольтинных видов насекомых.

Почва, как известно, оказывается благоприятной средой для многих насекомых во время переживания ими жаркого, сухого периода. Однако местные, легко пересыхающие, сильно нагревающиеся, относительно тяжелые или каменистые, слабо развитые почвы очень часто оказываются неприемлемыми не только для развития типичных почвенных насекомых, но и для видов, лишь частично в своем развитии связанных с почвой.

Неизученными в засушливых районах Восточной Грузии остаются насекомые, ведущие ночной образ жизни, в связи с чем, несмотря на наносимый ими вред, их хозяйственное значение остается, повидимому, в некоторых случаях невыявленным.

В основу мероприятий по защите древесных насаждений от вредителей в засушливых районах Восточной Грузии должен быть положен уже имеющийся опыт использования в лесокультурах и парковом строительстве древесных пород, наиболее устойчивых в отношении насекомых, в особенности скрытностволовых видов, что одновременно предполагает их достаточную засухоустойчивость в условиях местного климата и почв. Соответствующее место должен занимать уход за насаждениями, в частности применение методов мульчирования почвы, а там, где это возможно и необходимо,— проведение поливов.

Литература

Алхазишвили Т. В., 1954. Результаты изучения зеленоглазки (Chlorops pumilionis Bjerk.) в условиях Грузинской ССР, Сообщ. АН Груз. ССР, 15, 6.

Арнольди К. В., 1952. К выяснению зональных закономерностей образования новых группировок насекомых и заселения лесопосадок ксерофильными видами при степном лесоразведении, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 3.

Бей-Биенко Г. Я., Богданов-Катьков Н. Н., Фалькенштейн Б. Ю., Чигарев Г. А., Щеголев В. Н., 1949. Сельскохозяйственная энтомология, М.— Л.

Вебер Л. Х., 1932. Новый массовый вредитель дубовая моль (Coriscium brongniardellum L.), Защита раст., 2, Л.

Виноградов-Никитин П. З., 1924. Некоторые наблюдения над жизнью деревьев, Изв. Тифлисск. гос. политехн. ин-та, 1.

Жижилашвили Т. И., 1952. Материалы к биологии платановой моли (Lithocolletis platani Stgr.), Сообщ. АН Грузинск. ССР, 13, 8.

Кашкаров Д. Н., 1944. Основы экологии животных, Л.

Кожанчиков И. В., 1948. Зимовка и диапауза чешуекрылых насекомых сем. Orgyidae (Lepidoptera, Insecta), Изв. АН СССР, серия биол., 6.— 1950. Цикл развития и географическое распространение зимней пяденицы (Operophthera brumata L.), Энтомол. обозр., 31, 1—2.

Лозовой Д. И., 1948. Вредители ильмовых древесных пород в условиях Тбилиси, Сообщ. АН Грузинск. ССР, 9, 4.— 1949. Вершинный короед в сосновых насаждениях Горийского лесхоза, там же, 10, 5.— 1953. Пяденицы зимняя и обдирало в лесах и лесопарках Грузии, Вестн. Тбилисск. бот. сада, 61.

Санина З. М., 1949. Минирующие насекомые древесных пород в заповеднике «Лес на Ворскле», Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, 92.

Уваров Б. П., 1931. Insects and climate, Trans. of the Entomol. Soc. of London, 79.

Ходжеванишвили И. А., 1955. Тополевый листоед (Melasoma populi L.) и меры борьбы с ним в парковых насаждениях Тбилиси и его окрестностей, Вестн. Тбилисск. бот. сада, 62.

Шовен Р., 1953. Физиология насекомых, М.

Schneider O. u. Leder H., 1878. Beiträge zur K nntniss der Kaukasischen Käferfauna, Verhandl. Naturf. ver. Brünn., XVII.

Tuleshkov K., 1935. Über Ursachen der Überwinterung der Lymantria dispar L., monacha L. und anderen Lymantriiden im Eistadium, Zschr. f. angew. Entomol., 22, 1.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

К ВОПРОСУ О ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫХ ПРИЗНАКАХ ЛИЧИНОК И НИМФ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (IXODIDAE)

Г. В. СЕРДЮКОВА

Зоологический институт АН СССР

Медико-ветеринарное значение иксодовых клещей, их широкое распространение по территории СССР хорошо известны. Известна также необходимость определения клещей, и не только взрослых, но и молодых фаз развития. Акад. Е. Н. Павловский (1952) справедливо говорит, что «всякая научная и практическая работа на зоологическом материале начинается с определения вида животного, которое является предметом исследования, и это определение, само собой разумеется, должно быть правильным».

Для определения взрослых иксодовых клещей имеется монографическая сводка «Фауна СССР. Иксодовые клещи (Ixodidae)» (Померанцев, 1950); в ней осталась еще не затронутой диагностика личинок и нимф, что представляет задачу дальнейших исследований в области систематики иксодовых клещей. Опубликованные определительные таблицы для личинок и нимф фауны СССР (Оленев, 1931) не охватывают всех известных молодых форм клещей нашей фауны.

К настоящему времени в Зоологическом институте АН СССР накопилось достаточно материала [1], что позволило нам предпринять исследование наружного строения молодых фаз иксодовых клещей с целью выявления в первую очередь родовых диагностических признаков. В основу нашей работы положены направляющие исследования Б. И. Померанцева в области морфологии, систематики и эволюции клещей Ixodoidea (1936, 1937, 1947, 1947а, 1948, 1950). Кроме указанных исследований, следует упомянуть определительные таблицы личинок и нимф Haemaphysalis и Hyalomma (Поспелова-Штром, 1940; Оганджанян, 1953), а также работу о хетотаксии тела личинок некоторых иксодовых клещей (Глащинская-Бабенко, 1949).

Наиболее правильным методом изучения молодых фаз следует признать метод исследования личинок и нимф, выведенных от одной, точно определенной самки.

Надо думать, что существующие различия в строении самца и самки в той или иной мере должны отражаться и в онтогенезе, но этот вопрос до сих пор еще почти не исследован. Вследствие возможных различий между полами у молодых фаз наиболее точным, можно сказать, идеальным материалом для изучения следует считать личинок и нимф определенного пола. Для получения такого точного материала необходимо личинок, полученных от одной самки, после совместного кормления рассадить отдельно и воспитывать индивидуально, сохраняя шкурки, сбрасываемые клещом при линьках, и определять пол по выведенному взрослому клещу. Хрупкость шкурки затрудняет ее непосредственное изучение, в то же время не все особенности строения клещей можно изучать на шкурках, заделанных в препарат. Поэтому можно сначала исследовать зафиксированных личинок и нимф — «братьев» и «сестер» клещей, дове-

[1] Пользуюсь случаем горячо поблагодарить оказавших мне помощь в накоплении этого материала О. В. Афанасьеву, Д. И. Благовещенского, В. П. Боженко, И. М. Ганиева, Г. Б. Кошечкину, А. М. Оганджанян, Г. С. Первомайского, В. Г. Петрова, В. М. Попова, О. Н. Сазонову, Я. Ф. Шатас, В. К. Эглит.

денных до взрослой фазы, шкурки которых были сохранены. И только после выявления определенных морфологических особенностей проверить их на шкурках клещей определенного пола. При различных лабораторных наблюдениях шкурки, принадлежащие определенному полу клеща, можно получить и попутно: например, при опытах по гибридизации клещей, когда нимфы содержатся раздельно; сбрасываемые ими шкурки следует обязательно сохранять и отмечать пол перелинявшего клеща.

Рекомендуется изучать или хотя бы проверять некоторые морфологические черты на живых клещах, а пол определять, доводя их до взрослой фазы.

Вполне точным методом исследования может быть и просмотр 100 особей личинок и нимф потомства одной, точно определенной самки; обычно соотношение полов в потомстве одной самки равно 1 : 1, или самки несколько преобладают (Ixodes ricinus); среди 100 особей этого потомства обязательно должны встретиться клещи обоего пола.

Для некоторых видов допустим просмотр личинок и нимф, собранных в природе. В этом случае принадлежность их к определенному виду устанавливается по эколого-географическим признакам, но только при следующих условиях: 1) если в изолированной местности обитает только один вид иксодовых клещей, а личинки и нимфы собраны вместе со взрослыми в одних и тех же биотопах и с тех же хозяев или в их гнездах (например, Ceratixodes putus на о-ве Харлов); 2) если среди клещей, обитающих в определенном географическом районе в одних и тех же биотопах, встречается в массе только один вид какого-либо рода, то и личинок и нимф этого рода можно отнести к этому одному виду, установленному по взрослой фазе (например, личинок и нимф рода Dermacentor, собранных на Дальнем Востоке, можно отнести к виду D. silvarum). В этих случаях, конечно, требуется хорошее знание фауны иксодовых клещей тех мест, где собраны личинки и нимфы, и умение хорошо различать личинок и нимф по родам.

Имея в виду географическую изменчивость взрослых клещей (Померанцев, 1950), а также личинок и нимф, что удалось отметить пока только у некоторых видов (Ixodes ricinus, I. crenulatus, Hyalomma plumbeum [2]), следует сравнивать молодые фазы, происходящие из различных географических областей; ввиду этого необходимо всегда отмечать места сбора личинок и нимф или исходных самок. Мы не могли применить первый из предложенных методов исследования, не располагая соответствующей экспериментальной базой, и поэтому воспользовались двумя последними, просмотрев у массовых видов по 100 особей личинок и нимф.

Большинство исследованных личинок и нимф было получено путем экспериментального выведения потомства от одной определенной до вида самки; в числе этих видов были Ixodes ricinus — Карельский перешеек, Крым; I. persulcatus P. Sch.— Дальний Восток; I. apronophorus P. Sch.— Европейская часть СССР; I. trianguliceps Bir.— Ленинградская область; I. plumbeus Panz.— Латвийская ССР; Haemaphysalis inermis Bir.— Закавказье; H. sulcata Can. et Fanz.— Казахстан; H. punctata Can. et Fanz.— Казахстан; H. numidiana Neum.— Казахстан; H. concinna Koch — Дальний Восток; Boophilus calcaratus Bir.— Кавказ; Dermacentor pictus Herm.— Московская область; D. marginatus Sulz.— Ставропольский край; D. pavlovskyi Ol.— Ала-Тау; D. daghestanicus Ol.— Таджикистан; Rhipicephalus (D.) bursa Can. et Fanz.— Красноводск; R. sanguineus Latr.— Крым; R. turanicus B. Pom.— Эривань, Таджикистан; R. rossicus Jak. et K.-Jak.— Сталинградская область; Hyalomma aegyptium L.— Армения; H. plumbeum Panz.— юг Европейской части СССР, Кавказ; H. anatolicum Koch — Сталинабад; H. scupense P. Sch.— юг Европейской части СССР; H. asiaticum P. Sch. et E. Schl.— Армения, Средняя Азия. Кроме того, нами просмотрены молодые фазы некоторых видов, собранные непосредственно в природе: Ceratixodes putus Pick-Cambr. с о-ва Харлов, Dermacentor silvarum Ol. и Haemaphysalis concinna Koch — из низовьев Амура.

Строение клещей исследовалось параллельно — при помощи бинокулярной лупы, дающей стереоскопическое изображение объекта, и микроскопа; в последнем случае использовались препараты в жидкости Фора — Берлезе.

В результате сравнительного исследования внешнего строения личинок и нимф, в основу которого была положена морфология наиболее изученной взрослой фазы, можно сделать следующие замечания, касающиеся особенностей строения отдельных фаз клещей и дифференциальных признаков рода.

Клещи семейства Ixodidae проходят, как известно, две активные неполовозрелые фазы — личинки и нимфы. Обе фазы больше напоминают самку, чем самца. По сравнению с самкой личинка (рис. 1) имеет наиболее простое строение, а нимфа стоит ближе к самке, чем к личинке. Вслед-

---

[2] Различие в строении личинок и нимф, а также взрослых клещей H. plumbeum, происходящих из Европейской части СССР, с побережья Черного моря и Кавказа, позволяют выделить две обособленные формы: европейскую и кавказскую H. plumbeum nigricum n. f.— крупные темноокрашенные клещи с глубокой и четкой пунктировкой, глаза личинок которых снабжены раздвоенной линзой; они распространены на юге — на островах Азовского моря и на Кавказе.

ствие своего простого строения, а также малых размеров (у большинства видов — около 0,75 мм) личинки труднее поддаются диагностике, чем нимфы. После каждой линьки — личинки на нимфу, а нимфы на взрослого — клещи несколько увеличиваются в размерах, и вместе с тем у них появляются новые, усложняющие организацию изменения, которые, как правило, завершаются во взрослой фазе.

Весьма возможно, что черты строения личинки могут послужить указанием на родственные связи Ixodidae внутри семейства или с другими группами Acarina. Однако следует иметь в виду, что не все особенности строения личинки можно рассматривать как общие признаки для семейства Ixodidae, так как личинка может иметь свойственные только ей приспособления, т. е. узко адаптивные признаки, необходимые на этой фазе развития. Например, у эмбриона клещей имеются зачатки всех

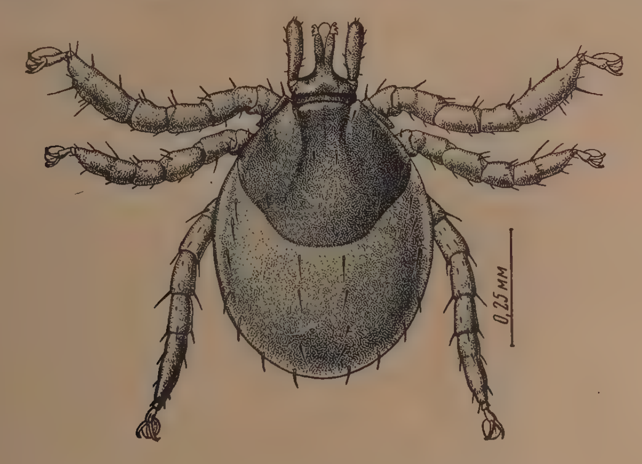


Рис. 1. Личинка Ixodes ricinus (оригинал)

четырех пар ног, в то время как личинка шестинога, и только начиная с фазы нимфы у клещей появляется четвертая пара ног (Вагнер, 1894).

Наблюдается и обратное явление — наличие приспособлений у личинки и нимфы и отсутствие их у взрослых. Например, личинки и нимфы обладают сильно увеличенными, снабженными выростами первыми члениками пальп (Ixodes angustus и близкие к нему виды). Однако этот признак не сохраняется после линьки у взрослых (Померанцев, 1947). Иногда только самец обладает наиболее простым строением пальп, в то время как личинки, нимфы и самки клещей имеют вооруженный первый членик, что связано с хозяинно-паразитными отношениями: самец не питается, не нападает на хозяина, поэтому он лишен приспособлений, увеличивающих цепкость клеща (Ixodes trianguliceps). У некоторых видов личинки и нимфы обладают боковыми выступами основания хоботка, аурикулами, корнуа, которые у взрослой фазы не сохраняются.

Следует упомянуть о щетинках личинок и нимф, хотя строение и функции их еще весьма слабо изучены. Пока можно отметить только некоторые общие особенности. Личинка Ixodidae обладает небольшим числом щетинок, расположенных, как правило, симметрично, попарно (рис. 1). Иногда одна из щетинок, составляющих пару, может отсутствовать или удваиваться, т. е. вместо одной имеются две, тесно поставленные. Щетинки редко поставлены и хорошо поддаются подсчету. После линьки число их увеличивается, а симметрия, главным образом на теле, уже несколько нарушается: парные не всегда располагаются симметрично,

или же появляются непарные щетинки (рис. 16—20). Тело взрослых бывает густо покрыто щетинками, например у Ixodes redikorzevi и Ceratixodes putus и у некоторых других видов, чего у их личинок, а отчасти и у нимф никогда не наблюдается. Вследствие этого хетотаксия тела как диагностический признак может иметь ограниченное значение и применяется главным образом для определения личинок. До сих пор речь шла о том, что после линьки количество хет обычно увеличивается, однако в некоторых группах хет число щетинок в онтогенезе сохраняется. К ним относятся, например, постгипостомальные щетинки, которых бывает одна или две пары. Что касается анальных щетинок, то у всех видов число их в онтогенезе увеличивается, и только у Ceratixodes putus одна пара личиночных хет свойственна как личинке, так и нимфе и взрослым.

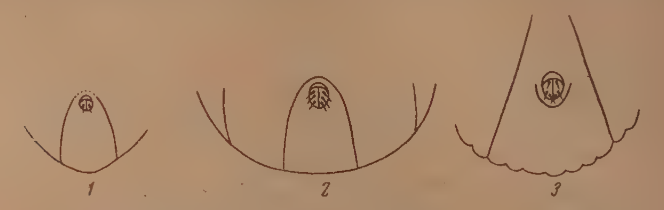


Рис. 2. Анальная область Ixodes trianguliceps, личинки (*1*), I. ricinus, нимфы (*2*), Rhipicephalus rossicus, нимфы (*3*) (оригинал)

Таковы в общих чертах некоторые закономерности развития внешнего строения клещей, прослеженные в онтогенезе и принятые во внимание при исследовании личинок и нимф с целью выявления дифференциальных признаков. Далее приводятся сравнительные замечания, главным образом о тех признаках, которые легли в основу разделения личинок и нимф на подсемейства и роды. Иксодовые клещи по строению анальной борозды подразделяются (G. Warburton, 1907; Banks, 1908; Померанцев, 1947) на две крупные группы: Prostriata, или подсемейство Ixodinae, и Metastriata, или подсемейство Amblyomminae,— обозначенное в посмертных работах Б. И. Померанцева (1947—1948), по технической ошибке, как Amblyommatinae.

Этот признак может быть использован и для диагностики молодых фаз; однако следует иметь в виду, что у личинок более древних групп (Ixodinae) анальная борозда недоразвита (впереди не замкнута) (рис. 2, *1*), а у более молодых групп (Amblyomminae) совсем не развита. У нимф анальная борозда всегда имеется (рис. 2, *2* и *3*), за исключением тех видов, которым она вообще несвойственна (Margaropini). Иногда эта борозда бывает у нимф выражена слабее, чем у взрослых, что особенно заметно на упитанных особях. В онтогенезе положение ее относительно ануса сохраняется. Все клещи обладают мускулатурой, построенной вне зависимости от наличия анальной борозды или положения ее относительно ануса. Отсутствие связи между мускулатурой и анальной бороздой позволяет относить эту борозду к явлениям новообразования у иксодовых клещей (Померанцев, 1947). Подтверждением взгляда Б. И. Померанцева может служить и то обстоятельство, что у более древних групп клещей (Ixodinae) личинки уже обладают этой бороздой, хотя и недоразвитой, а у личинок более молодых Amblyomminae ее еще нет, она как бы еще не образовалась. Таким образом, и появление ее на более поздних стадиях развития также позволяет рассматривать ее как новообразование.

В диагностике двух подсемейств (Ixodinae и Amblyomminae) имеют значение и органы чувств — фовеа (Померанцев, 1947). Этот парный орган, в виде двух дисков, расположен позади спинного щитка самки и на соответствующем месте щитка самца. Что касается молодых фаз, то

у личинок иксодовых клещей фовеа нет (?), а у нимф имеются, как и у взрослых, только у клещей подсемейства Amblyomminae (рис. 16—20).

Другой орган чувств — орган Галлера на первой лапке, имеется у всех активных фаз, и наличие его характеризует все надсемейство Ixodoidae. Лировидные органы у личинок, нимф и взрослых расположены на бедрах в виде кольца, а на всех лапках, кроме первой, в виде перстня. В последнем случае они изолируют отрезок хитина, снабженный двумя щетинками (рис. 10), что свойственно, повидимому, только клещам семейства Ixodidae.

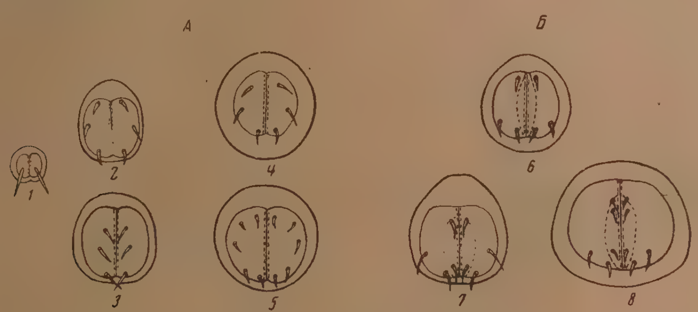


Рис. 3. Анальные клапаны у группы Paleochaeta (*А*) и Neochaeta (*Б*)

1 — Ixodes crenulatus, личинка, *2* — I. persulcatus, нимфа (оригинал), *3* — I. persulcatus, самка (по Померанцеву, 1936), *4* — Haemaphysalis concinna, нимфа (оригинал), *5* — H. concinna, самка (по Померанцеву, 1936), *6* — Dermacentor silvarum, нимфа (оригинал), *7* — Rhipicephalus sanguineus, самка; *8* — Dermacentor silvarum, самец (по Померанцеву, 1936)

Таким образом, для различения двух подсемейств могут быть использованы как диагностические признаки наличие или отсутствие фовеа и положение анальной бороздки у нимф; также следует принимать во внимание и хетотаксию: количество и топографию постгипостомальных щетинок, количество хет спинного щитка личинок (их бывает три-пять пар), инфраинтернальные щетинки и, возможно, некоторые другие хеты.

Существование параллельных признаков у видов, относящихся к различным, иногда весьма отдаленным группам клещей, затрудняло в подсемействе Amblyomminae диагностику рода по взрослой фазе (Померанцев, 1947). То же следует иметь в виду и в отношении молодых фаз, ибо им, как и взрослым, свойствен однообразный образ жизни паразитов позвоночных — все они кровососущие формы, в связи с чем в эволюции отдельных групп параллельно возникали сходные морфологически черты.

Удачным признаком для диагностики родов (взрослая фаза) оказалась хетотаксия анального клапана. Речь идет о количестве и расположении щетинок на створках анального клапана — признака, выделенного и прослеженного в онтогенезе Б. И. Померанцевым (1947). Но этот признак для личинок и подавляющего большинства нимф не может иметь такого же, как для взрослых, значения, так как все личинки обладают одной парой анальных хет, нимфы имеют их не более трех пар и только у взрослых бывает от одной до семи пар, с простым (Paleochaeta) или сложным (Neochaeta) расположением анальных щетинок (Померанцев, 1936, 1947). Однако интересно отметить, что у молодых фаз большинства видов, особенно начиная с фазы нимфы, можно наблюдать, что форма анального клапана (округлая или овальная, с более плоскими створками или расширенная кзади, с выпуклыми створками) и характер расположения трех щетинок напоминают то же расположение щетинок и ту же форму ануса, которые имеются и у взрослых соответствующих групп — Paleochaeta и Neochaeta (рис. 3). Таким образом, еще в онтогенезе можно

проследить эти два самостоятельные направления в эволюции иксодовых клещей.

Как родовой дифференциальный признак в подсемействе Amblyomminae могут быть использованы заднекрайние фестоны тела клещей (рис. 12—15 и 17—20). В онтогенезе этот признак не изменяется: только у личинок и нимф боковые фестоны бывают недоразвитыми, и количество их меньше, чем у взрослых. У непитавшихся или слабоупитанных личинок и нимф фестоны на плоском краю тела видны отчетливо, а у сытых их рассмотреть труднее, так как наполненные кровью петли кишечника достигают заднего края тела, который становится из плоского выпуклым. Следует отметить, что при стойком, однохозяинном типе паразитизма, при котором осуществляется наиболее продолжительный тесный контакт с хозяином, у всех активных фаз (Margaropini) фестоны не развиваются (рис. 11 и 16).



Рис. 4. Глаза нимф: Rhipicephalus (Digineus) bursa (*1*), R. rossicus (*2*), Hyalomma asiaticum (*3*) (оригинал)

Среди более молодых Amblyomminae, с менее стойким, еще как бы не установившимся однохозяинным (Hyalomma scupense) или двухозяинным (Rhipicephalus bursa, H. plumbeum) типом паразитизма, фестоны также несут более или менее явственные следы редукции, особенно у нимф, полностью или частично теряющих способность к свободному существованию вне хозяина. Отсутствие фестонов у молодых фаз Boophilus (Margaropini) хорошо отличает его от других родов Amblyomminae, для которых неплохим дифференциальным признаком оказались глаза. Они, если имеются, расположены в количестве одной пары по бокам спинного щитка. Форма их бывает различной, но основные черты их строения обычно в онтогенезе сохраняются.

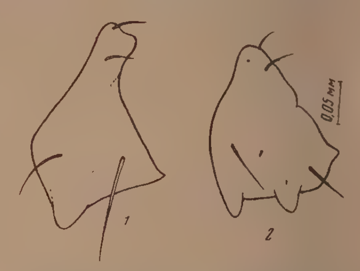


Рис. 5. Первые коксы нимф: Haemaphysalis concinna (*1*), Hyalomma asiaticum (*2*) (оригинал)

Строение глаз является хорошим показателем ландшафта, к которому приспособлены клещи. В пустыне и полупустыне с редкой растительностью обитают личинки и нимфы с крупными, полусферическими орбитальными глазами (рис. 4, *3*); им, как и взрослым, свойствен сумеречный и ночной образ жизни (Hyalomma) (Сердюкова, 1945). Интересно, что выпуклая линза глаз у личинок этих клещей может быть двойной, что удалось наблюдать на личинках H. plumbeum nigricum n. f., такую же двойную линзу видел Шульце (P. Schulze, 1951) у личинок Hyalomma sp. В степях, оазисах и в лесостепи преобладают клещи с менее развитыми глазами, почти плоскими, краевыми, удлиненными (рис. 4, *2*) и реже — округлыми (рис. 4, *1*) (Dermacentor, Rhipicephalus). Клещи, обитающие в лесных зонах, активны круглые сутки; они безглазы, так же как и норово-логовищные клещи — обитатели жилищ хозяина (Ixodinae, Haemaphysalis). Весьма возможно, что качественно «безглазость» Ixodinae и Haemaphysalis различна; у Haemaphysalis отмечены следы глазного пигмента (P. Schulze, 1951). Однако поляризационно-оптический метод анализа для установления наличия или отсутствия следов редукции глаз у этих групп применен еще не был. Вне зависимости от этого, безглазые

Haemaphysalis четко отличаются по этому признаку от остальных Amblyomminae, имеющих хорошо выраженные глаза; среди Amblyomminae только у Boophilus они относительно слабо развиты.

Особенности строения ног, а именно кокс, иногда служат родовым дифференциальным признаком для взрослых. Для личинок этот признак не может считаться удачным, так как ноги у личинок, особенно у более молодых родов, очень сходны: первые коксы обычно не вооружены или

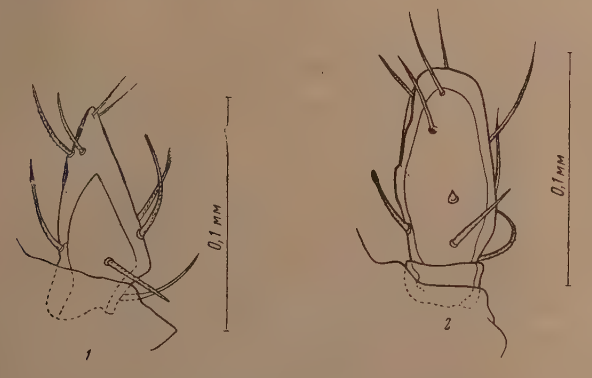


Рис. 6. Пальпы личинок: Rhipicephalus rossicus (*1*), Dermacentor daghestanicus (*2*) (оригинал)

имеют только один внутренний зубец. У Haemaphysalis только этим внутренним зубцом снабжены ноги всех трех активных фаз (рис. 5, *1*), а нимфы и взрослые остальных Amblyomminae на первой коксе имеют два зубца — внешний и внутренний (рис. 5, *2*), которые, как известно (Померанцев, 1947), способствуют наилучшему прикреплению клеща к хозяину. Среди Amblyomminae только у ног нимфы Boophilus членики короткие, четковидные, они имеют явные черты редукции (рис. 16).

Таким образом, три рода: безглазые Haemaphysalis, не имеющие фестонов Boophilus и Hyalomma — по своим крупным, полусферическим, орбитальным глазам — хорошо обособляются от остальных Amblyomminae. Остается выделить надежные признаки для распознания личинок и нимф двух последних родов — Dermacentor и Rhipicephalus, имеющих много общих морфологических черт и поэтому особенно трудно поддающихся диагностике. В результате исследования молодых фаз этих двух родов обращает на себя внимание гнатосома — строение пальп и основания хоботка. Форма пальп служит наиболее наглядным признаком для диагностики личинок и нимф Dermacentor и Rhipicephalus. У Dermacentor пальпы цилиндрические, на вершине притупленные (рис. 6, *2*), а у Rhipicephalus s. str.— треугольные, к вершине заостренные (рис. 6, *1*). Среди видов Rhipicephalus s. str. могут быть личинки и нимфы с пальпами относительно более толстыми и нерезко, к вершине суживающимися (R. sanguineus) или более узкими, заостренными (R. turanicus) (Матикашвили и Джапаридзе, 1942), но в том и другом случае общие очертания треугольной вершины и у таких пальп всегда сохраняются.

В диагностике родов Dermacentor и Hyalomma имеют значение аурикулы, которые отсутствуют у личинок и нимф Hyalomma (рис. 7, *1*) и имеются у Dermacentor (Сердюкова, 1951) (рис. 7, *2* и 8). Сильно развиты аурикулы у нимф Dermacentor и Rhipicephalus — в виде зубца, направленного назад (рис. 7, *2*). У личинок Dermacentor они выражены обычно слабее, также в виде зубца, а иногда и в виде небольшого, интенсивно пигментированного бугорка (D. pavlovskyi). Лишены аурикул все личинки рода Rhipicephalus и нимфы подрода Digineus. У взрос-

ных Dermacentor и Rhipicephalus аурикулы обычно не сохраняются; исключение составляют паразиты мелких млекопитающих — D. antrorum Res. и D. pomerantzevi G. Ser., а также R. schulzei Ol., у которых они весьма слабо развиты.

Таким образом, оба рода — Rhipicephalus и Hyalomma — сходны по признаку отсутствия аурикул у личинок; нимфы рода Rhipicephalus s. str., так же как и личинки и нимфы рода Dermacentor, имеют аурикулы. В то



Рис. 7. Хоботки нимф с брюшной поверхности: Hyalomma asiaticum (*1*), Dermacentor daghestanicus (*2*) (оригинал)



Рис. 8. Личинка Dermacentor pictus, хоботок с брюшной поверхности (оригинал)

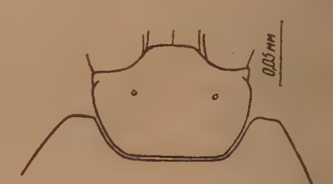


Рис. 9. Личинка Rhipicephalus (Digineus) bursa, основание хоботка со спинной поверхности (оригинал)

же время форма основания хоботка личинок и нимф Dermacentor, Rhipicephalus и Hyalomma сходная, шестиугольная (рис. 13, 14, 18 и 20) и различается в основном по степени развития боковых выступов, которые менее всего развиты у Hyalomma, а у личинок и нимф Rhipicephallus, включая и африканский второй вид подрода Digineus [R. (D.) evertsi Neum.], варьируют от резко выдающихся в стороны остроугольных выступов (R. rossicus, рис. 14 и 19) до полного исчезновения их, как у личинки R. (D.) bursa (рис. 9).

У клещей количество члеников пальп после линьки обычно увеличивается, причем у молодых фаз в отдельных случаях сочленение между первым и вторым и вторым и третьим члениками бывает неполным. Например, у личинок D. pictus на брюшной стороне пальп имеется только слабо заметная бороздка, которая частично заходит на спинную сторону пальпы, где и прерывается (рис. 6, *2* и 8). У большинства видов иксодовых клещей взрослые обладают четырьмя хорошо отграниченными члениками, у нимф их бывает от трех до четырех, а у личинок два или три.

У личинок Rhipicephalus пальпы двучлениковые (рис. 6, *1*), а у Dermacentor — трехчлениковые (рис. 6, *2* и 8); нимфы Rhipicephalus (рис. 19) обладают трехчлениковыми, а Dermacentor — четырехчлениковыми пальпами. По четырехугольной форме основания хоботка (рис. 9),

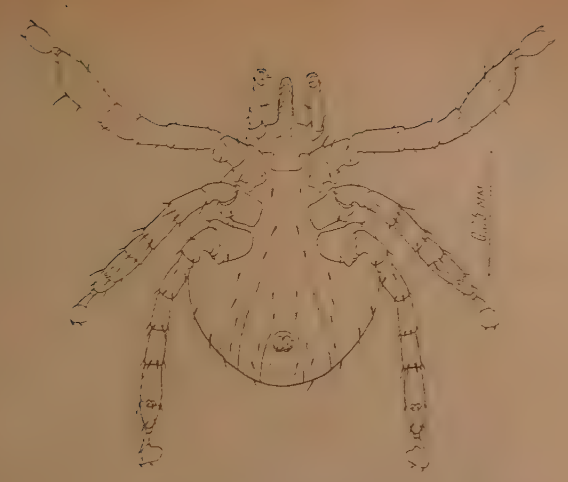


Рис. 10. Личинка Ixodes apronophorus с брюшной поверхности (оригинал)



Рис. 11. Личинка Boophilus calcaratus (оригинал)



Рис. 12. Личинка Haemaphysalis concinna (оригинал)

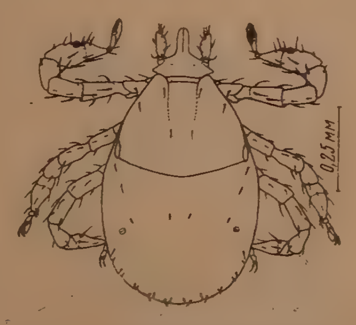


Рис. 13. Личинка Dermacentor silvarum (оригинал)



Рис. 14. Личинка Rhipicephalus rossicus (оригинал)

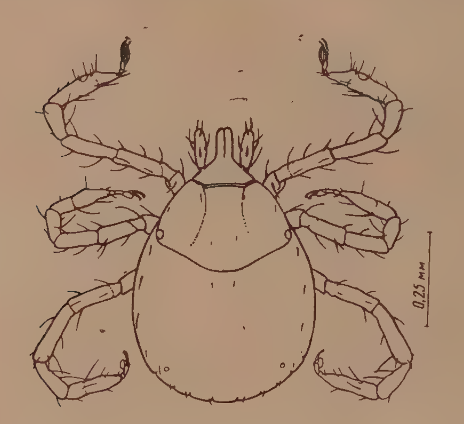


Рис. 15. Личинка Hyalomma plumbeum (оригинал)

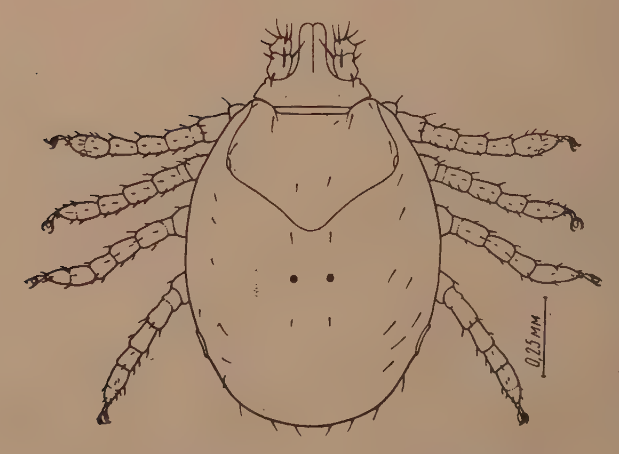


Рис. 16. Нимфа Boophilus calcaratus (оригинал)

а также по толстым цилиндрическим пальпам личинка подрода Digineus напоминает скорее личинку Boophilus (рис. 11), чем личинку рода Rhipicephalus s. str. с ее шестиугольным основанием хоботка и треугольными пальпами (рис. 14). Но это только внешнее сходство, которое, как уже вначале упоминалось, могло возникнуть разновременно и параллельно в процессе эволюции у весьма отдаленных групп иксодовых клещей (По-

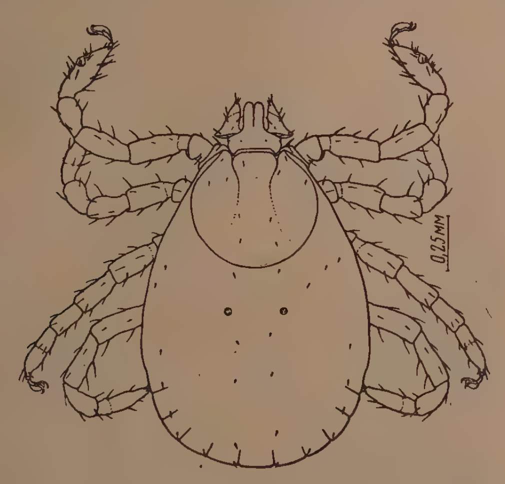


Рис. 17. Нимфа Haemaphysalis concinna (оригинал)

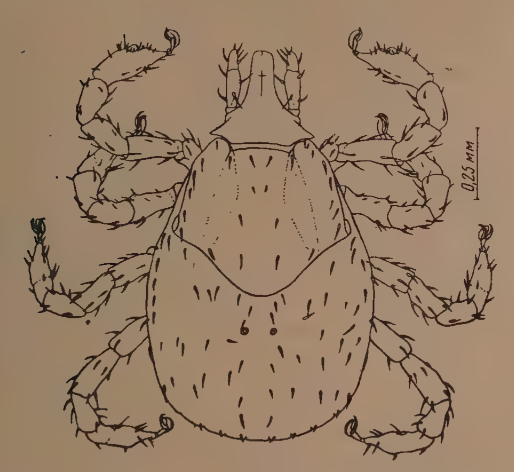


Рис. 18. Нимфа Dermacentor silvarum (оригинал)

меранцев, 1947). Примером такого сходства может служить хоботок Ixodes signatus Bir., весьма близкий по очертаниям к хоботку взрослых Rhipicephalus.

В результате исследования морфологии личинок и нимф иксодовых клещей фауны СССР можно отметить, что по выделенным дифференциальным признакам они хорошо подразделяются на два подсемейства и шесть родов, согласно системе, предложенной Б. И. Померанцевым (1947). Имеется основание признать еще и седьмой род — восстановить выделенный Нейманом (L. G. Neumann, 1902) монотипический род Ceratixodes, так как ряд особенностей строения Ixodes (Ceratixodes) putus, на-

пример хетотаксия хоботка, спинного щитка, анальных створок, вооружение лапок (самец), форма пальп и другие признаки взрослых, личинок и нимф, резко обособляет его от остальных Ixodes. Насколько возможно судить по имеющимся в нашем распоряжении данным о личинках и нимфах, подтверждаются отмеченные Б. И. Померанцевым (1947) более глубокие расхождения признаков двух подтриб древней трибы Haemaphysalini, в

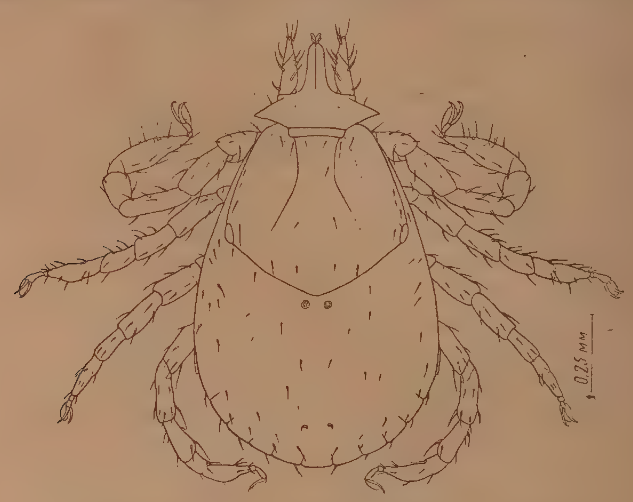


Рис. 19. Нимфа Rhipicephalus rossicus (оригинал)

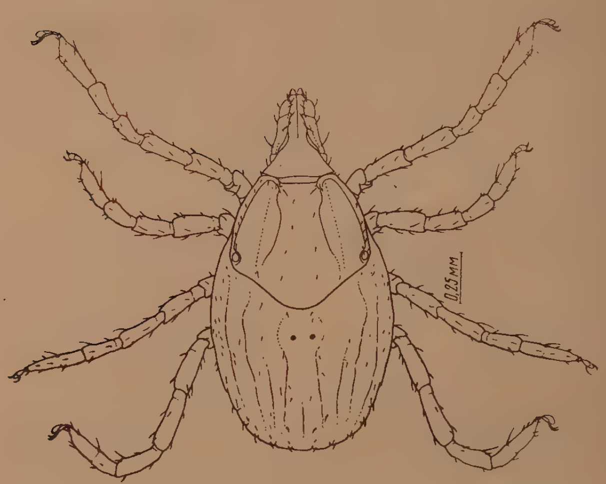


Рис. 20. Нимфа Hyalomma asiaticum (оригинал)

отличие от меньших расхождений двух подтриб более молодой трибы Amblyomminae.

Действительно, в основе отличия молодых фаз Haemaphysalini от Margaropini остаются такие же признаки, как и у взрослых,— отсутствие глаз. В то же время между подтрибами Amblyommini и Rhipicephalini таких глубоких различий не наблюдается, и характеризуются они иногда сочетанием различных признаков. В обеих трибах, а особенно внутри трибы Amblyommini, в различных группах можно наблюдать у личинок и нимф, как и у взрослых, параллельно повторяющиеся признаки: шестиугольное

и прямоугольное основание хоботка, наличие или отсутствие аурикул, цилиндрические и треугольные пальпы, округлые и удлиненные глаза и некоторые другие морфологические черты.

В заключение в качестве общего предварительного вывода и обоснования высказанных соображений о морфологических особенностях молодых фаз развития предлагаются таблицы для определения подсемейств и родов личинок и нимф семейства Ixodidae фауны СССР. При выполнении этой работы преследовалась цель — дать определительные таблицы с учетом возможности диагностики живых личинок и нимф, что очень важно, как известно, при экспериментальных работах по изучению клещей как переносчиков болезней.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТАБЛИЦЫ ПОДСЕМЕЙСТВ И РОДОВ ЛИЧИНОК И НИМФ СЕМЕЙСТВА IXODIDAE

Личинки

1(4). Анальная бороздка впереди ануса прервана; два ее отрезка доходят до заднего края тела. Глаз нет. На спинном щитке пять, реже четыре пары щетинок. Две и реже одна пара постгипостомальных щетинок расположены отступя от основания гипостома, чаще на уровне пальп (рис. 1, 2, *1* и 10). . . . . Подсемейство **Ixodinae**

2(3). Отрезки анальной бороздки короткие, прямые, лежат позади ануса. На брюшной стороне основания хоботка имеется площадка тонкого хитина Род **Ceratixodes** Neum. (**C. putus** Pick-Cambr.)

3(2). Отрезки анальной бороздки изогнутые, длинные, лежат по обе стороны ануса. На брюшной стороне основания хоботка площадки тонкого хитина нет (рис. 1 и 10) . . . . Род **Ixodes** Latr.

4(1). Анальной бороздки нет. Одна пара постгипостомальных щетинок расположена непосредственно за основанием гипостома. На спинном щитке три пары щетинок. С глазами и без глаз (рис. 8 и 11—15). . . . . Подсемейство **Amblyomminae**

5(6). Краевых фестонов нет. Пальпы короткие и толстые (рис. 11) . . . . Род **Boophilus** Cur.

6(5). Краевые фестоны имеются. Пальпы различного строения (рис. 12).

7(8). Глаз нет (рис. 12) . . . . Род **Haemaphysalis** Koch

8(7). Глаза есть (рис. 13, 14 и 15).

9(12). Глаза краевые, удлиненные, реже округлые, слабо выпуклые. Основание хоботка с аурикулами, реже без них (рис. 8).

10(11). Аурикулы имеются. Пальпы трехчлениковые, с притупленной вершиной, цилиндрические (рис. 6, *2*, 8 и 13). . . . . Род **Dermacentor** Koch

11(10). Аурикул нет. Пальпы двухчлениковые, треугольные, с заостренной вершиной (рис. 6, *1* и 14) [кроме R. (Digineus) bursa, у которого основание хоботка прямоугольное (рис. 9), а пальпы цилиндрические, короткие и толстые]. . Род **Rhipicephalus** Koch

12(9). Глаза орбитальные, полусферические. Аурикулы отсутствуют. Пальпы трехчлениковые, длинные (рис. 15). . . . . Род **Hyalomma** Koch

Нимфы

1(4). Анальная борозда огибает анус спереди, ее концы доходят до заднего края тела, иногда она впереди ануса бывает прервана. Одна или две пары постгипостомальных щетинок, расположенных отступя от основания гипостома, чаще на уровне основания пальп. Фовеа и глаз нет (рис. 2, *2*). . . . . Подсемейство **Ixodinae**

2(3). Анальная бороздка позади ануса, в виде двух параллельных отрезков. Анальных щетинок одна пара. На брюшной стороне основания хоботка имеется площадка тонкого хитина . . . . Род **Ceratixodes** Neum.

3(2). Анальная бороздка дугообразна (рис. 2, *2*), реже впереди ануса прервана. Анальных щетинок три, реже две пары. На брюшной стороне основания хоботка не имеется площадки тонкого хитина . . . . Род **Ixodes** Latr.

4(1). Анальная бороздка огибает анус сзади; реже она отсутствует. Одна пара постгипостомальных щетинок расположена непосредственно у основания гипостома. Фовеа есть. С глазами и без глаз . . . . Подсемейство **Amblyomminae**

5(6). Анальная бороздка отсутствует. Ноги слабо развитые, короткие, четковидные. Краевых фестонов нет (рис.16) . . . . Род **Boophilus** Cur.

6(5). Анальная бороздка огибает анус сзади. Ноги обычного строения. Краевые фестоны отчетливые или (реже) едва выражены (рис. 2, *3* и 17).

7(8). Глаз нет. Первые коксы с одним внутренним зубцом (рис. 5, *1* и 17), фестоны хорошо выражены . . Род **Haemaphysalis** Koch

8(7). Глаза есть. Первые коксы с двумя зубцами (рис. 4 и 5, *2*).

9(14). Глаза небольшие, краевые, удлиненные, реже округлые, слабо выпуклые (рис. 4, *1, 2*). Аурикулы имеются, реже их нет. Пальпы трех- или четырехчлениковые.

10(11). Пальпы четырехчлениковые цилиндрические, с притупленной вершиной. Аурикулы имеются. Глаза удлиненные (рис. 7, *2* и 18) . . . . Род **Dermacentor** Koch

11(10). Пальпы трехчлениковые . . . . . . Род **Rhipicephalus** Koch

12(13). Пальпы с заостренной, треугольной вершиной. Аурикулы имеются. Глаза удлиненные (рис. 4, *2* и 19) . . . . Подрод **Rhipicephalus** s. str.

13(12). Пальпы цилиндрические, на вершине притупленные. Аурикулы отсутствуют. Глаза округлые (рис. 4, *1*) . . . . Подрод **Digineus** B. Pom.

14(9). Глаза крупные, орбитальные, полусферические. Аурикул нет. Пальпы четырехчлениковые, узкие и длинные (рис. 4, *3*, 5, *2*, 7, *1* и 20) . . . . Род **Hyalomma** Koch

Литература

Вагнер Ю., 1894. История эмбриологического развития Ixodes calcaratus Bir., Тр. СПб. об-ва естествоиспыт., XXIV, 2.

Глащинская-Бабенко Л. В., 1949. Хетотаксия тела личинок клещей сем. Ixodidae и ее таксономическое значение, ДАН СССР, т. XV, № 2.

Матикашвили Н. В. и Джапаридзе Н. И., 1942. Личинки и нимфы клещей Rhipicephalus sanguineus Latr. и R. turanicus B. Pom., Сообщ. АН Грузинск. ССР, I.

Оганджанян А. М., 1953. Личинки и нимфы клещей рода Hyalomma Армянской ССР, Мат. по изучению фауны Армянск. ССР, I, Зоол. сб., VIII.

Оленев Н. О., 1931. Паразитические клещи Ixodoidea фауны СССР, Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР, 4.

Павловский Е. Н., 1952. О необходимости развития систематики, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 2.

Померанцев Б. И., 1936. К морфологии рода Rhipicephalus Koch в связи с построением натуральной классификации Ixodoidea, Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, VI.— 1937. О паразитических адаптациях у Ixodidae (Acarina), Изв. АН СССР, серия биол., 4.— 1947 (1940). К построению системы Ixodoidea (Acarina, Parasitiformes), Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, IX.— 1947а. Географическое распространение клещей Ixodoidea и состав их фауны в Палеарктической области, Тр. ЗИН АН СССР, VII.— 1948. Основные направления эволюции Ixodoidea (Acarina), Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, X.— 1950. Иксодовые клещи (Ixodidae), Фауна СССР. Паукообразные, IV, 2.

Поспелова-Штром М. В., 1940. Личинки и нимфы клещей рода Haemaphysalis Koch фауны Советского Союза, Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, VII.
Сердюкова Г. В., 1945. Случаи локального массового размножения клещей Hyalomma anatolicum anatolicum Koch в Таджикистане и их причины, Изв. Таджикск. филиала АН СССР, 6.— 1951. Новый вид клеща рода Dermacentor, ДАН СССР, т. XXIX, № 3.
Banks, (1907) 1908. A revision of the Ixodoidea, or ticks of the United States, U. S. Dep't of Agricult., Bureau of Entomol., Technical Series, 15, Washington, D. S.
Neumann L. G., 1902. Notes sur les Ixodidés, I. Arch. de Parasitol., VI.
Schulze P., 1951. Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Augen der Schilzecken, Zool. Jb., 71, 3.
Warburton G., 1907. Notes on ticks, J. Econom. Biol., II.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5



ДИАПАУЗА ХЛОПКОВОЙ МОЛИ (PECTINOPHORA GOSSYPIELLA SAUND.)

А. М. ЭММЕ и А. Л. ЕФИМОВ

Центральная лаборатория по карантину сельскохозяйственных растений Министерства сельского хозяйства СССР

Хлопковая моль, или так называемый розовый червь (синонимы: Gelechia gossypiella Saund., Platyedra gossypiella Saund., Depressaria gossypiella Saund.),— наиболее опасный вредитель хлопчатника, отсутствующий в СССР и некоторых других странах, проводящих строгие карантинные мероприятия. За последние 40 лет хлопковая моль широко распространилась по хлопкосеющим странам, проникнув в 71 из 79 стран, возделывающих эту культуру. В этих странах гусеницы хлопковой моли ежегодно в среднем уничтожают 20—25% урожая хлопка-сырца. В годы, благоприятные для развития этого вредителя, в отдельных странах потери хлопка-сырца составляют 70—80%. Количество поврежденных коробочек достигает 100%. Вредоносность хлопковой моли связана не только с гибелью бутонов и коробочек и понижением качества волокна, но и со снижением качества и количества масла. Например, в Китае потери хлопчатника вследствие повреждения хлопковой молью в 1952 г. оцениваются в 37% всей выручки за него (Ефимов и Мифтахов, 1954). Принято считать, что широкое распространение хлопковой моли в значительной мере связано с наличием у нее диапаузы, наступающей у закончивших питание гусениц IV (последнего) возраста. По вопросу о диапаузе этого вида накопилось значительное количество данных, которые заслуживают обобщения.

Общие данные о биологии

Фаза яйца длится 3—12 суток, фаза питающейся гусеницы — 9—19 суток, фаза куколки — от 10 дней до 4 месяцев. Весь цикл (без диапаузы) длится 28—150 суток. Плодовитость самок достигает 500 яиц, откладываемых в течение 40 дней. В году бывает одно-шесть поколений.

Зависимость наступления диапаузы от условий жизни

Во многих странах диапауза у большинства гусениц хлопковой моли наступает во время полного созревания хлопка. В Египте в сентябре — октябре диапаузирует не более 50%, в конце ноября — около 80%, а в декабре — свыше 90% гусениц (H. A. Ballou, 1920). В это же время года у большинства гусениц диапауза наступает и в Пенджабе и Нигерии (A. Husain, S. Bindra, 1931; Q. A. Geering, 1950). На Берегу Слоновой Кости хлопок созревает с конца ноября до начала февраля, и в это время резко нарастает процент диапаузирующих особей (R. Delattre, 1947). На о-ве Св. Винсента (Вест-Индия) хлопок высевается в сентябре, а уборка начинается в конце апреля; к этому времени возрастает и количество диапаузирующих гусениц (F. A. Squire, 1937).

Диапаузирующие гусеницы встречаются во всех поколениях, однако в первом их насчитываются единицы, а затем количество диапаузирующих особей из поколения в поколение возрастает. Среди гусениц, собранных в Техасе 8—16 августа, 11—18 сентября и 12—19 октября, обнаружено соответственно 0,4, 5 и 26% диапаузирующих особей (L. C. Fife, S. Shiller a. A. J. Chapman, 1947).

Нарастание количества диапаузирующих гусениц в ряду поколений по мере созревания хлопка привело к предположению, что основным фактором диапаузы является качество пищи. Это предположение впервые высказал Бэллоу (H. A. Ballou, 1920); его доказательству посвящены три работы Сквайра (F. A. Squire, 1937, 1940, 1940a).

На о-ве Св. Винсента с сильно зараженного поля хлопчатника было собрано несколько сот коробочек хлопка. Зараженные семена были разбиты на три группы: совсем незрелые, незрелые черные и зрелые. В первой группе диапаузирующих гусениц не отмечено, во второй группе их было незначительное количество, а в третьей группе — больше всего. При сборе во второй половине апреля количество диапаузирующих гусениц колебалось от 0,9% (в молодых коробочках) до 18% (в полузрелых коробочках). В 200 зрелых коробочках, собранных в это же время, диапаузировало 92,5% гусениц. При питании гусениц начиная с 1 возраста зрелыми сухими семенами наблюдается большая смертность, но из числа выживших диапаузирует около 40%. При питании гусениц зелеными семенами диапауза вовсе не возникает. На основании этих опытов Сквайр (1937) заключил, что диапауза главным образом вызывается питанием зрелыми сухими семенами. Этот взгляд получил довольно широкое распространение (R. C. Rainey, 1948).

Затем Сквайр (1940) установил связь между закономерным уменьшением количества воды после раскрытия коробочек и нарастанием процента диапаузирующих гусениц. Так, если в семенах содержится 70—80% воды, то диапаузирует 5,2% гусениц, а если в семенах всего лишь 0—20% воды, то диапаузирует 62,0% особей, питающихся этими семенами.

Сухой вес диапаузирующих гусениц колеблется от 42,7 до 45,7%, развивающихся — от 27,6 до 34,5% к общему весу. В эфирную вытяжку из диапаузирующих гусениц уходит на 15% больше жира, чем в вытяжку из развивающихся. Повышенное количество жира в теле диапаузирующих гусениц автор связывает с большим количеством жира в зрелых семенах. Так, по его данным, содержание масла в семенах постепенно возрастает до 34-го дня их развития, затем резко увеличивается в течение следующих 5 дней, после чего нарастание снова идет постепенно. В семенах 30-дневных коробочек масла 15,6%, а в семенах 50-дневных коробочек — 27,3% (F. A. Squire, 1940a).

Обсуждая механизм наступления диапаузы, Сквайр проводит параллель с данными И. Д. Стрельникова (1936), полученными при изучении лугового мотылька, и полагает, что наступление диапаузы зависит от комплекса факторов: низкие температуры развития, малое количество воды и богатство пищи сухим остатком. Последнее условие рассматривается как ведущее, ибо сухой остаток пищи может связывать свободную воду, а первые два условия благоприятствуют наступлению диапаузы при большом количестве сухого вещества в пище.

Однако возможно ли считать, что высокое содержание жира и сухого остатка в семенах являются основными факторами диапаузы у хлопковой моли?

Можно указать, что в ряде наиболее жарких районов хлопководства — поливные земли Уганды (Англо-Египетский Судан), некоторые районы Кении, Мадраса, Пуэрто-Рико — диапаузы у хлопковой моли обычно не наступает (H. J. Bredo, 1936; T. Taylor, 1936; A. Hysain, S. Bindra, 1931; G. N. Wolcott a. G. F. Sein, 1931), хотя, разумеется, и там по мере развития семян в них повышается количество жира и сухого остат-

ка. Следовательно, нет оснований считать, что наступление диапаузы в основном определяется этими факторами.

Некоторые авторы (A. Husain, S. Bindra, 1931; H. J. Bredo, 1936) предположили, что диапауза обусловливается пониженными температурами в период развития гусениц. Однако против этого говорят следующие данные, приводимые Тэйлором (1936). Диапаузы не наступает, если гусеницы последнего возраста, питавшиеся незрелыми коробочками хлопка, 10 дней содержатся при температуре в 25° и относительной влажности воздуха в 10, 20, 90 и 100%. Если же гусеницы с конца II возраста питаются незрелыми, но подсушенными семенами при той же температуре и 30%-ной относительной влажности воздуха, то диапаузирует 70% особей.

В другом опыте 40 гусениц IV возраста, собранных с почти зрелых коробочек хлопка, были разбиты на две группы. Первая из них содержалась 4 дня на солнце при температуре в 43° и полной сухости воздуха, а вторая группа содержалась в тени, при 33—36° и относительной влажности в 30—70%. В первой группе диапауза наступила у 18 гусениц и длилась 3 месяца, а во второй группе все гусеницы окуклились в 3 дня. На этом основании Тэйлор заключил, что диапауза вызывается высокой температурой при низкой влажности воздуха или сухой пище.

Однако и это соображение вряд ли убедительно, так как в природных условиях наибольшее количество диапаузирующих гусениц образуется в последних генерациях, развивающихся при более низких температурах, чем первые, у которых процент диапаузирующих особей незначителен. Например, в Мадрасе наиболее высокая средняя месячная температура зарегистрирована в июне (32,8°), а в октябре и ноябре она соответственно падает до 27,9 и 25,8°. Следовательно, можно заключить, что условия, определяющие наступление диапаузы у данного объекта, пока не выявлены.

В этой связи было бы интересно исследовать возможную роль фотопериодических условий, которые, как известно (Эмме, 1953), играют большую роль в регуляции цикличности развития многих видов насекомых.

Местонахождение и особенности диапаузирующих гусениц

Гусеницы, вступающие в диапаузу, по окончании периода питания плетут более плотный и более круглый кокон, чем немедленно окукливающиеся особи. Этот кокон обычно плетется внутри коробочки, в пределах одного или двух семян, которые соединяются телом гусеницы. Таких двойных семян обычно вовсе не бывает при первом сборе хлопка, при втором сборе их обнаруживается около 60%, а при третьем — около 25—30% от общего количества семян. Реже коконы плетутся в волокне коробочки, а еще реже отмечены случаи образования коконов диапаузирующими гусеницами среди мусора, в почве или на ее поверхности.

Интересной особенностью диапаузирующих гусениц является то, что, будучи вынутыми из кокона, они плетут новый, что повторяется несколько раз. Кроме того, гусеница, вынутая из кокона, выгрызает семена, но не съедает, а выбрасывает их части. Эти данные указывают, что у диапаузирующих гусениц центральная нервная система не находится в состоянии глубокого торможения, а сохраняет способность к рефлекторной деятельности, отсутствующей в обычных условиях диапаузы.

Отмечается, что хлопковая моль предпочитает многолетние сорта хлопка. Так, в Китае (провинция Юньнань) в октябре 1947 г. в семенах многолетнего хлопчатника было в три раза больше гусениц, чем в семенах однолетних сортов (по данным Бюро по улучшению хлопчатника Министерства земледелия КНР, 1952). В Наньтуне и Саньюи в 1952 г. на каждой сотне хлопковых стеблей в среднем имелись 52 высохшие коробочки. В каждой второй коробочке находилась одна гусеница хлопковой моли (по тем же данным).

В Техасе 68,5% гусениц зимует в коробочках и завязях на растениях, 29,23% — в опавших коробочках, завязях и семенах на поверхности земли, а 2,18% — в земле (F. A. Fenton a. W. L. Owen, 1932). В Техасе и Мексике гусеницы, перезимовавшие на стеблях, дают 20,4% заражения хлопка на следующий год, перезимовавшие в опавших коробочках — 8,5%, а перезимовавшие в почве —2,2% (L. C. Fife, S. Shiller a. A. J. Shapman).

Продолжительность диапаузы

Продолжительность диапаузы зависит как от условий развития преддиапаузных стадий, так и от условий содержания диапаузирующих гусениц.

По данным исследований, проведенных в Англо-Египетском Судане, устойчивость диапаузы может зависеть от условий влажности при развитии гусениц. Сухость воздуха способствует возникновению стойкой диапаузы, длящейся до наступления периода дождей, а его высокая влажность способствует возникновению нестойкой диапаузы. Предполагается, что эти условия изменяют содержание воды в семенах хлопчатника и через них влияют на гусениц (N. S. Darling, 1951).

Данные различных авторов, полученные при наблюдении вылета бабочек как в природе, так и при различных условиях хранения зараженных семян, довольно согласованно указывают, что диапауза может продолжаться более 2 лет (2,5 года и более), хотя у основной массы гусениц она обычно изживается к середине следующего года, т. е. длится 8—10 месяцев. В Уганде диапауза длится не менее 7 месяцев (H. Hargreaves, 1936), а в Техасе — до 337 дней (L. C. Fife, S. Shiller a. H. J. Chapman, 1947). На юге Пуэрто-Рико диапауза длится 45—185 суток. Лёт бабочек начинается в феврале — апреле, а последние 20% особей вылетают в июле — августе, во время созревания хлопка (G. N. Wolcott a. G. F. Sein, 1931).

По наблюдениям, произведенным в семи больших хранилищах хлопка в Пенджабе, из диапаузирующего запаса до 30 июня в среднем вылетает 58,1%. В абсолютных цифрах по месяцам имеет место следующий вылет: январь — 88, февраль — 242, март — 303, апрель — 613, май — 889, июнь — 949, июль — 387, август — 685, сентябрь — 155 бабочек (A. Husain, S. Bindra, 1931).

Иная картина отмечена в Египте при наблюдении за вылетом бабочек из коробочек, хранившихся в садках при условиях температуры и влажности, близких тем, которые имеются внутри куч хлопковых стеблей. Наблюдения были начаты осенью 1913 г. В ноябре и декабре вылетело много бабочек из недиапаузирующей части последней генерации и частично из диапаузирующего запаса предыдущего года. Спустя 80 дней, в апреле, начался вылет из диапаузирующего запаса. Картина вылета ясна из следующих абсолютных цифр: апрель — май 1914 г.— 59, июнь — 1128, август — 2536, октябрь — 236, ноябрь — 14, декабрь — пять; январь 1915 г.— четыре, февраль — три, март — 0, апрель — 24, май — 159, июнь — 207, июль — 80 экз. Из этих данных видно, что в Египте около 10% бабочек может вылетать из зимующего запаса, образовавшегося 2 года назад (H. A. Ballou, 1920).

По данным другого опыта, из 100 коробочек хлопка по месяцам вылетало следующее количество бабочек: с 12 декабря до 30 апреля — шесть, в мае — 55, в июне — 58, в июле — 335, в августе — 122 и в сентябре — 37 (H. A. Ballou, 1920). Видно, что эти данные почти совпадают с данными, полученными в Пенджабе. В Египте и Пенджабе максимум вылета из зимующего запаса прошлого года падает на июнь — август, а наименьшее количество бабочек летает в январе — апреле.

По-иному распределяется вылет бабочек из зимующего запаса в Зейдабе (Англо-Египетский Судан). Из 10 тыс. коробочек вылетело: в ян-

варе — 115, в феврале — 58, в марте — 49, в апреле — 39, в мае — 24, в июне — пять, в июле — четыре, в августе — семь и в сентябре одна бабочка. Позднее бабочки не вылетали (N. S. Darling, 1951).

В одних зонах массовый вылет бабочек приурочен к началу периода дождей (Берег Слоновой кости,— R. Delattre, 1947 г.), а в других — например, в Англо-Египетском Судане — это имеет место в сухое время года (N. S. Darling, 1951). В то же время опытами показано, что повышение влажности способствует изживанию диапаузы. Из коробочек хлопка, находящихся во влажной земле (глубина — 6,5 см), наибольшее количество бабочек вылетает в мае, а из коробочек, находящихся в сухой почве,— в июне (A. G. Chapman a. N. S. Cavitt, 1934).

При содержании диапаузирующих гусениц во влажном воздухе (почти 100%-ная относительная влажность) окукливание происходит через 22 дня, а в сухих условиях — спустя 1,5—2 месяца. В обеих пробах были гусеницы, у которых диапауза наступила за 2 месяца до начала опыта (T. Taylor, 1936). У большинства гусениц, содержащихся в смоченной вате, диапауза изжилась в течение 20 дней (F. A. Squire, 1937).

Устойчивость диапаузирующих гусениц к абиотическим условиям

Данные об устойчивости диапаузирующих гусениц к абиотическим условиям существенны для прогнозов численности и определения возможности акклиматизации хлопковой моли в странах, где она пока отсутствует.

В Техасе за зимний период обычно гибнет около 60% гусениц, находящихся в коробочках. При этом отмечается несколько бо́льшая гибель гусениц, зимующих в коробочках на растениях (64%), и меньшая — в коробочках, лежащих на неорошаемой земле (59%). В холодные зимы в коробочках, находящихся на растениях, гибнет 100% гусениц (F. A. Fenton a. W. L. Owen, 1932). Следует отметить, что, по данным, приведенным в «Мировом агроклиматическом справочнике», в Техасе наименьшая средняя температура из абсолютных годовых минимумов составляет —17,8°.

В Китае наиболее северными районами хлопководства являются провинции Шаньдун, Хэбэй и Шаньси, где хлопковая моль дает одно-два поколения. Среднемесячная январская температура колеблется от —4,1 до — 4,7°, самая низкая температура в январе определена в —20° (Ли Фын-сунь, 1952).

Опытами установлена следующая смертность гусениц, находящихся в двойных семенах, при отрицательных температурах: при —12° часть гибнет через 2 часа, при —15° через 4 часа гибнут все гусеницы, при —18° все гусеницы гибнут через 2 часа (Никольский и Радзиевская, 1931). Гусеницы, вынутые из семян, гибнут быстрее: так, при —14,9° все гусеницы погибли в течение часа (Ефимов, 1936).

Возможно, что в разных зонах создались формы хлопковой моли, имеющие различную морозоустойчивость. Однако следует иметь в виду, что даже наименее морозоустойчивые формы опасны и для северного хлопководства, ибо зимующий запас может находиться в хранилищах хлопка и семян.

Ряд данных указывает на жароустойчивость диапаузирующих гусениц Если температура семян достигает 50°, то все гусеницы гибнут в течение часа. При 40° они гибнут в течение нескольких дней. Этим объясняется, почему в Пенджабе до конца февраля смертность гусениц, зимующих в коробочках на земле, невелика (до 31%), но достигает в мае 100% — в это время на солнце температура превышает 70°, а в тени она может быть выше 40° (A. Husain, S. Bindra, 1931).

По данным Нанкинского сельскохозяйственного института (1953), после 4—5-дневной сушки хлопка-сырца на солнце в 500 г семян остаются 14—32 живые гусеницы, а при сушке длительностью более 15 дней — семь-девять гусениц.

По наблюдениям в Египте, массовая смертность гусениц в коробочках, лежащих на земле, происходит при 56°. В коробочках, рассыпанных по земле в один слой, остаются живыми только гусеницы, успевшие окуклиться до более жаркого периода лета (июнь — июль). Если коробочки рассыпаются не в один слой, то в нижних коробочках в живых остается 40% гусениц (H. A. Ballou, 1920). Смерть всех гусениц при тепловом обеззараживании семян наступает при 63—70° в течение 3—3,5 мин. (Ефимов, 1936).

Часть опавших коробочек при обработке запахивается в землю. В связи с этим изучалась выживаемость диапаузирующих гусениц, закопанных в коробочках на различную глубину. Опыты, проведенные в Техасе, показывают, что в коробочках, закопанных на глубину 10 см в различные почвы, за период зимовки выживает около 3% гусениц. Смертность гусениц закономерно и резко возрастает начиная с марта. По средним данные за 3 года, в этом месяце гибнет 48—86% гусениц, в апреле общая гибель достигает 87—95%, в мае — 93—97%, а в июне — 93—98% зимующего запаса (F. A. Fenton a. W. L. Owen, 1931). По данным из Египта, в закопанных в ноябре коробочках за 14 месяцев погибло только 1,6% гусениц (H. A. Ballou, 1920).

Разные авторы согласованно отмечают, что во влажной почве смертность диапаузирующих гусениц выше, чем в сухой. В Техасе при влажности глинистой почвы в 21,8 и 26% отмечается полная гибель зимующего запаса, а при влажности в 10% выживает около 40% гусениц. В песчаной почве при влажности в 17,3% выжило 5,36% гусениц (A. G. Chapman a. N. S. Cavitt, 1934).

Высокая влажность почвы при высоких температурах способствует изжитию диапаузы. В этих случаях гибель может наступать на постдиапаузных стадиях развития, т. е. у гусениц, которые не могут плести новый кокон, или у имаго, которые не могут выбраться из почвы. Поэтому осенний и зимний полив хлопковых полей является одним из способов борьбы с хлопковой молью.

Плотность популяций в определенной мере зависит от устойчивости диапаузирующей стадии к абиотическим факторам и от условий, определяющих число генераций.

Например, по данным Ли Фын-суня за 1937 г., в районах Центрального Китая средняя зараженность семян хлопка колебалась от 8,0 до 10,48%, в районах Западного Китая — от 5,18 до 7,57, в районе долины р. Сицзян (Южный Китай) она составила 6,93%, а в Северном Китае — от 0,91 до 3,58%. Из данных, приводимых Ли Фын-сунем, следует, что провинция Хэбэй является самой северной границей распространения хлопковой моли в Китае.

В районах Центрального Китая (бассейн р. Янцзы) круглый год держится положительная температура и высокая относительная влажность воздуха. Тут хлопковая моль дает до четырех поколений в год. В Северном Китае короткое знойное лето исключает возможность развития двух полных генераций, а длительная холодная зима, вероятно, приводит к резкому сокращению зимующего запаса.

Приведенные данные о местах зимовки, длительности диапаузы и устойчивости диапаузирующих гусениц к абиотическим условиям дают ряд необходимых указаний для мероприятий по борьбе с хлопковой молью и карантину.

Обычными источниками заражения являются семена в коробочках на растениях, находящихся на полях, а также собранных в кучи для отопления, в опавших коробочках на земле и в почве, в семенах, предназначаемых для посева и изготовления масла. Следует отметить, что при джинировании (очистке хлопка-сырца от семян) удаляется от 36,6 до 100% диапаузирующих гусениц, причем из оставшихся в результате полученных повреждений погибает 54,4—86,6% (Q. A. Geering, 1950). По-

этому семена, а также кипы хлопка-сырца являются местом резервации хлопковой моли.

Тщательная уборка всех остатков хлопка на полях и их уничтожение, многократный полив земель, на которых высевался хлопок, при высоких температурах воздуха, а также фумигация семян веществами, ядовитыми для хлопковой моли, являются необходимыми элементами борьбы с ней.

Изучение климатических условий в различных районах ареала хлопковой моли не оставляет сомнения в том, что она может развиваться и зимовать как во влажном или засушливом жарком климате, так и в более холодном климате, где температура самого теплого месяца не превышает 21—25°. Низкие зимние температуры не ограничивают ее распространения в хлопкосеющих странах, так как семена зимой находятся в хранилищах.

Происхождение и приспособительное значение диапаузы

Происхождение диапаузы у хлопковой моли связано с началом культуры хлопчатника. В благоприятных условиях хлопчатник вегетирует и плодоносит круглый год. Например, в Вест-Индии произрастают два вида дикого хлопчатника — Gossypium religiosum и G. purpurascens, являющиеся многолетними растениями. В местностях с периодическими засухами дикий хлопчатник имеет период относительного покоя, длительность которого определяется длительностью засух. Культурный же хлопчатник разводится как однолетнее растение и в тех странах, где имеются условия для его круглогодичной вегетации. В Египте, например, запрещено сеять хлопок, а также другие кормовые растения хлопковой моли (бамия, кенаф) с октября по февраль и одновременно предписывается уничтожать на полях в конце года остатки этих растений.

Вид Pectinophora gossypiella Saund., видимо, сформировался на материке, части которого в палеозое образовали Индию, Северо-Восточную Африку и Северо-Западную Австралию (C. L. Marlat, 1918; P. Vayssiere, 1930). В условиях круглогодичной вегетации хлопчатника и других кормовых растений хлопковая моль, вероятно, имела непрерывный цикл развития. При ее попадании в зоны с периодическими засухами у нее могла выработаться способность к длительному оцепенению, наступающему при недостатке воды и ликвидирующемуся при ее поступлении. Дальнейшее приспособление к жизни на культурном хлопчатнике привело к образованию диапаузы, возможно, путем мутационной изменчивости, закрепленной и усиленной отбором. На то, что диапауза у этого вида возникла на основе длительного оцепенения при недостатке влаги, указывают данные о зависимости ее наступления от потребления пищи с высоким содержанием сухого остатка и о ее ускоренном окончании при контактной влажности.

Диапауза явилась более высокой формой приспособления, чем оцепенение, к переживанию времени года, неблагоприятного для активной жизнедеятельности, так как она дала возможность хлопковой моли распространиться в зоны с холодными зимами и жить в зонах, где круглый год имеются абиотические условия, необходимые для активной жизнедеятельности, но отсутствуют кормовые растения. Следовательно, диапауза у хлопковой моли является сравнительно молодым филогенетическим приобретением, возникшим в течение нескольких тысяч лет в связи с изменениями хлопчатника под влиянием трудовой деятельности человека. На филогенетическую молодость диапаузы у этого вредителя, видимо, указывает комплекс признаков: ее малая стойкость, а также невысокая жаро- и морозоустойчивость диапаузирующих особей. В этой связи понятны взгляды, основанные на отрывочных наблюдениях над данным видом, согласно которым ему свойственна не диапауза, а оце-

лenение (U. Loftin, K. McKinney a. W. Hansom, 1912; H. A. Ballou, 1917). Для оценки роли условий жизни в формировании диапаузы у этого вида могли бы быть интересны данные об эколого-физиологических различиях между диапаузирующими гусеницами хлопковой моли, обитающими в разных климатических зонах. Например, в Китае хлопковая моль известна с 1765 г. (Фу Шен-фа и Вань Чан-шоу, 1948). Вероятно, в Северный Китай она попала позже, из западных и центральных районов страны. В Египет хлопковая моль была завезена в 1907 г., в Мексике она обнаружена в 1916 г., а в США — в 1917 г. За истекшие годы у форм, живущих в этих различных условиях, могли возникнуть некоторые специфические черты, отличающие их от форм из стран с иным климатом.

Установление возможных различий было бы существенно для анализа проблемы диапаузы в целом.

Важным приспособительным свойством хлопковой моли является растянутость периода выхода из диапаузы, обусловленная неодинаковой продолжительностью последней у разных особей, что, вероятно, связано и с различиями в наследственности. Это всегда обеспечивает попадание части популяции в условия, наиболее благоприятные для активной жизнедеятельности.

Не приходится сомневаться в том, что широкому распространению этого вредителя способствовало наличие диапаузы и приспособление к перезимовке внутри семян или в волокне коробочки. Благодаря этому хлопковая моль не только широко распространилась при перевозке семенного материала и хлопка-сырца по странам, где не были организованы жесткие карантинные мероприятия, но и могла устойчиво осесть даже в странах, где зимние условия недостаточно благоприятны для диапаузирующей стадии,— благодаря возможности перезимовки в искусственных условиях хранения хлопка и его отходов.

Уилкокс (F. G. L. Wilcocks, 1916) считает, что приспособление хлопковой моли к жаркому и сухому периоду года выражается в том, что диапауза наступает в фазе гусеницы. По мнению этого автора, все другие фазы развития менее устойчивы к высоким температурам, сочетающимся с сухостью, и, кроме того, гусеница заканчивает питание до наступления диапаузы, а после ее окончания может выйти из условий, неблагоприятных для окукливания. К этим взглядам присоединились В. В. Никольский и С. Б. Радзиевская (1931). Однако вряд ли возможно считать, что диапауза у гусениц, закончивших период питания, является более высокой формой адаптации, чем диапауза в фазе яйца или куколки. В последних случаях организм не хуже обеспечен резервами на период недеятельного состояния, а также может быть достаточно устойчивым к засухе, сочетающейся с жарой, как это показано на многих объектах. Мы полагаем, что широкое распространение хлопковой моли прежде всего связано с протеканием диапаузы в семенах или волокне коробочек. Вредоносность хлопковой моли и важное значение диапаузы для процветания этого вида, наряду с ее совершенно недостаточной изученностью, указывает на необходимость углубленного исследования данного явления.

Настоящая статья имеет своей целью привлечь внимание энтомологов к глубокому изучению биологических особенностей розового червя и тем самым — к проведению наиболее строгих карантинных мероприятий, направленных на охрану советского хлопководства от этого крайне опасного вредителя.

Выводы

1. Диапауза у закончивших питание гусениц хлопковой моли способствовала ее расселению по хлопкосеющим странам.

2. Недостаточно изучены экологические факторы, определяющие наступление диапаузы. Ее изжитию способствует высокая атмосферная, а также контактная влажность при высокой температуре.

3. Обычно диапауза длится 8—10 месяцев; у незначительного количества особей ее длительность может превышать 2,5 года. Важным приспособительным свойством является растянутость периода выхода из диапаузы, что обеспечивает попадание части популяции в условия, наиболее благоприятные для активной жизнедеятельности.

4. Диапаузирующие особи имеют относительно невысокую морозо- и жароустойчивость. Возможность перезимовки диапаузирующих насекомых в хранилищах хлопка и семян является дополнительным фактором, делающим возможным распространение хлопковой моли в самых северных районах хлопководства.

5. Диапауза у хлопковой моли является сравнительно молодым филогенетическим приобретением, возникшим из длительного оцепенения в связи с переходом на культурный хлопчатник.

Литература

Ефимов А. Л., 1936. По хлопковым районам Соединенных Штатов Америки, М.

Ефимов А. Л. и Мифтахов Г. М., 1954. Розовый червь и другие вредители хлопчатника в Китае, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 5.

Ли Фын-сунь, 1952. Экономическая энтомология Китая, изд. Хунаньского с.-х. ин-та, Хунань (на китайск. языке).

Никольский В. В. и Радзиевская С. Б., 1931. Розовый червь, М.— Ташкент.

Стрельников И. Д., 1936. Водный обмен и диапауза у лугового мотылька, ДАН СССР, т. I, № 10.

Фу Шэн-фа и Вань Чан-шоу, 1948. Изучение вредителей хлопчатника и меры борьбы с ними, Нанкин (на китайск. языке).

Эмме А. М., 1953. Некоторые вопросы теории диапаузы насекомых, Усп. совр. биол., 35, 3.

Ballou H. A., 1917. The pink bollworm in Egypt, 1916—17, pt. I, Cairo.— 1920. The pink bollworm Gelechia gossypiella Saunders in Egypt in 1916—1917. Egypt. Min. Agricult., Cairo.

Bredo H. J., 1936. Note sur l'hibernation du wer rose au Congo belge (Pectinophora gossypiella Saund.), Bull. Agricult. Congo belge, 27, 3.

Chapman A. G. a. Cavitt N. S., 1934. The influence of soil moisture upon survival of the pink bollworm, J. Econ. Entomol., 27, 4.

Darling N. S., 1951. Pink bollworm Platyedra gossypiella (Saund.), as a best of cotton at Zeidab, northern Sudan, Bull. Entomol. Res., 42.

Delattre R., 1947. Insectes du cotonnier nouveaux ou peu connus en Côte d'Ivoire (II), Cot. et Fibr. Trop., 2, 3.

Fenton F. A. a. Owen W. L., 1932. Hibernation of Pectinophora gossypiella in Texas, J. Econ. Entomol., 20.

Fife L. C., Shiller S. a. Chapman A. J., 1947. Pink bollworm carry-over from one cotton crop to the next in the Lower Rio Grande Valley, J. Econ. Entomol., 40, 4.

Geering Q. A., 1950. Progress Reports from Exp. Sta., Season 1948—1949.

Hargreaves H., 1936. Report of the governement entomologist for 1934, Rep. Dep. Agricult. Uganda, 1934, 2.

Husain A., Bindra S., 1931. Studies on Platyedra gossypiella Saunders in the Punjab, pt II. The sources of Platyedra gossypiella in fastation, Ind. J. Agr. Sci., 1, 2 [рус. пер.: Информ. бюлл., Обзор иностр. лит-ры по хлопку, вып. 2, 8 (57), изд. 2-е, Ташкент, Н.-иссл. ин-т хлопководства, 1937].

Loftin U., McKinney K. a. Hansom W., 1912. Report on investigation of the pink bollworm of cotton in Mexico, U. S. Dep. Agricult., Bull., 918.

Marlat C. L., 1918. The origin of the pink bollworm, Sci., 48, 1239, R. A. E., 1918.

Rainey R. C., 1948. Observations on the development of the cotton boll, with particular reference to changes in susceptibility to pest and diseases, Ann. Appl. Biol., 35, 1.

Squire F. A., 1937. A theory of diapause in Platyedra gossypiella Saund., Trop. Agricult., 14, 10.—1940. Observations on the larval diapause of the pink bollworm, Platyedra gossypiella Saund., Bull. Entomol. Res., 30, 4.— 1940a. On the nature and origin of the diapause in Platyedra gossypiella Saund., там же, 31, 1.

Taylor T., 1936. Report on years investigations of Platyedra gossypiella (pink bollworm) in Uganda (March 1935 to April 1936), Rep. Dep. Agricult. Uganda 1935—1936, 2.

Vayssiere P., 1930. Les insectes nuisibles au cotonnier dans les colonies françaises Faune Colon. Franç. 4, 3.

Willcocks F. G. L., 1916. The insect and related pests of Egypt., vol. 1, pt. 1, Cairo.

Wolcott G. N. a. Sein G. F., 1931. La oruga rosada de la capsula del algodon en Puerto-Rico, Estac. Exp. Insul. Circ., 95, 13 [рус. пер.: Информ. бюлл., Обзор иностр. лит-ры по хлопку, вып. 2, 8(57), изд. 2-е, Ташкент, НИХИ, 1937].

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

ПЛОДОВИТОСТЬ, ВЕС ЯИЦ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ ПОТОМСТВА НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА

А. В. ЛИКВЕНТОВ

Всесоюзный научно-исследовательский институт защиты растений

Оценка численности листо-хвоегрызущих вредителей лесных насаждений, принятая в настоящее время, служит в основном для определения степени объедания листьев или хвои в следующем году. А. И. Ильинский (1952) дает шкалу, по которой определяется степень объедания листьев или хвои в зависимости от количества вредителя на одно дерево. На основании этого планируются истребительные мероприятия.

В частности, прогнозы массового размножения непарного шелкопряда, построенные на определении веса куколок или количества яйцекладок и яиц в них, позволяют определить ожидаемую численность вредителя. Однако они не содержат материала для предсказания дальнейшей судьбы популяции, оценки жизнеспособности потомства и вытекающей из последней, по нашему мнению, возможности развития эпизоотий и деятельности паразитов.

Плодовитость непарного шелкопряда в подавляющем числе случаев столь высока, что вполне обеспечивает массовое размножение вредителя. По подсчетам Б. А. Вайнштейна (1951), для сохранения численности популяции непарного шелкопряда на одном уровне, при относительно низкой плодовитости самок (300 яиц), смертность потомства должна составлять 99,3%; следовательно, меньший отпад приведет к накоплению вредителя. Поэтому сам по себе показатель плодовитости еще не определяет дальнейшего изменения численности популяции.

Считая основной причиной нарастания численности вредителей увеличение плодовитости, И. Д. Белановский (1936, 1940) связывает это с одновременным возрастанием стойкости яиц и выживаемости потомства. В отношении непарного шелкопряда подобные выводы делает Ф. С. Трейман (1938), устанавливая, что с увеличением веса куколок увеличиваются плодовитость самок и выживаемость потомства.

Наши исследования 1952—1953 гг., являясь далеко не исчерпывающими, дают иное освещение этого вопроса, что и заставляет нас опубликовать полученный материал.

В лабораторных опытах определение плодовитости непарного шелкопряда сопровождалось взвешиванием яиц. Установлено, что различия в весе яиц весьма значительны. Средний вес одного яйца колеблется от 0,45 до 1,24 мг. Различия в весе яиц, правда, менее значительные, отмечены ранее Ф. С. Трейман (1938) и В. Л. Циопкало (1940). Дальнейший анализ кладок позволил установить соответствие между весом яиц и плодовитостью самок. По нашим данным, увеличение плодовитости самок сопровождается уменьшением веса отложенных яиц.

Таким образом, выявляется следующая зависимость. С увеличением размеров и веса куколок увеличивается плодовитость бабочек, а увеличение плодовитости сопровождается уменьшением веса яиц (табл. 1).

В общей сложности в опыте было получено 234 самки. Куколки самок,

взвешенные в день окукливания, были размещены индивидуально для выведения бабочек. После вылета к самкам впускались самцы. По окончании яйцекладки производились подсчет и взвешивание всех отложенных каждой бабочкой яиц. Вес куколок, плодовитость самок и вес яиц определены раздельно для каждой особи. Для дальнейшего анализа материал сгруппирован по плодовитости в пределах, указанных в первой графе табл. 1.

Таблица 1

Изменение веса яиц в зависимости от плодовитости самок непарного шелкопряда

Пределы плодовитости самок (колич. яиц от — до)	Средн. вес куколки самки в мг	Средн. колич. яиц от 1 самки	Средн. вес 100 яиц в мг
До 100	447	69	77,9
101—200	557	154	77,3
201—300	683	242	73,6
301—400	840	336	68,1
401—500	989	433	64,6
Более 500	1158	581	60,6

Устанавливаемое соответствие между весом куколок и плодовитостью самок полностью подтверждает выводы А. И. Ильинского (1947, 1952), Д. Ф. Руднева (1952) и других авторов, однако, как мы уже указывали (Ликвентов, 1954), имеются расхождения в абсолютных цифрах, что, по нашему мнению, является результатом различного состояния популяции.

Вес яиц находится в обратной зависимости от плодовитости самок. Увеличение последней сопровождается снижением веса отложенных яиц. Ф. С. Трейман (1938) приходит к противоположным выводам, считая, что увеличение плодовитости сопровождается увеличением веса яиц[1]. Д. Ф. Руднев (1951) также считает, что с увеличением веса куколок увеличивается плодовитость и яйца становятся более полноценными.

Для выяснения причины изложенных расхождений необходимы дальнейшие исследования. В настоящее время можно только отметить, что мы имели дело с популяцией, сильно изреженной, не обнаруживающей тенденции к увеличению численности, а выведенные из яиц гусеницы отличались большей жизнеспособностью. Достаточно сказать, что в наших опытах совершенно не было гибели гусениц старших возрастов, а также и куколок от заболеваний. В опытах Ф. С. Трейман, наоборот, начиная с отрождения гусениц, имел место очень высокий процент смертности, что отмечает сам автор. Очевидно, различное состояние популяции отразилось и на указанном расхождении результатов.

Установленные весьма значительные отклонения в среднем весе яиц дали основание для предположения, что потомство, выведенное из этих кладок, не будет равноценным и гусеницы, отродившиеся из более тяжелых яиц, будут более жизнеспособными, чем отродившиеся из яиц с меньшим весом. Проверка этого предположения проведена в двух опытах — по продолжительности жизни гусениц, голодающих с момента отрождения, и по результатам полного развития поколения.

В первом использованы яйцекладки, отложенные самками в лабораторном опыте 1952 г., в котором гусеницы выкармливались листьями дуба, яблони и липы. Из каждого варианта питания взято по 200 яиц, из них 100 яиц весом в 50—60 мг и 100 — весом в 80—90 мг. Зимующие яйца в декабре 1952 г. были перенесены из ледника в лабораторию и содержались при температуре в 19—21°. Ежедневно учитывалось количество гусениц, отродившихся из яиц и погибших от голода. Таким образом определен процент отрождения гусениц и продолжительность их жизни.

---

[1] Следует отметить, что четкое подтверждение этого вывода Ф. С. Трейман получено при сравнительно низкой плодовитости бабочек, вылетевших из куколок весом от 300 до 699 мг. В отношении более крупных особей, следовательно, и более плодовитых, автор допускает, что разницы в среднем весе яиц может и не быть.

В табл. 2 приведен материал по двум вариантам веса яиц.

Полученный результат показывает, что как процент отрождения, так и продолжительность жизни голодающих гусениц, вышедших из более легких яиц, значительно ниже.

Наиболее важным признаком в этом отношении является продолжительность жизни гусениц. В связи с тем, что на выбор самками мест для откладки яиц влияет не столько вид кормового растения, сколько экологические условия, складывающиеся в период яйцекладки, гусеницы очень часто вынуждены после отрождения тратить некоторое время на поиски пищи. В этом случае чем более ослаблены гусеницы, тем более они подвержены опасности погибнуть, не найдя корма, и преимущества тех из них, которые отродились из более крупных яиц, очевидны.

Таблица 2

Жизнеспособность яиц и отродившихся гусениц непарного шелкопряда в зависимости от веса яиц

Средн. вес 100 яиц в мг	Колич. яиц в опыте	% отрождения гусениц	Средн. продолжительность жизни гусениц без пищи (в днях)
84,9	300	98,3	8,4
56,4	300	70,0	4,7

Дополнительные определения плодовитости и веса яиц установили, что показанная в табл. 1 зависимость между количеством отложенных яиц и их весом сохраняется не всегда. Наибольшие отклонения имеют место у мелких особей, где возможны случаи откладки малого количества легких яиц мелкими самками. Отмечая это явление, Д. Ф. Руднев (1951) объясняет его ограниченностью материала, идущего на формирование яиц у очень мелких особей. Не оспаривая этого, мы, однако, не можем полностью согласиться с тем, что «по мере дальнейшего приращения веса все бо́льшая часть его выделяется на яйцепродукцию и сами яйца становятся более полноценными». По нашим данным, это положение приемлемо в очень ограниченных пределах, так как увеличение плодовитости сопровождается уменьшением веса яиц. Особенно отчетливо последнее проявляется при высокой плодовитости (более 500 яиц), где вес яиц значительно ниже, чем при плодовитости в 200—300 яиц.

Во втором опыте отродившиеся гусеницы выкармливались до окукливания, что позволило определить влияние веса яиц в течение полного развития потомства.

Следует оговориться, что условия постановки опыта были неблагоприятны для непарного шелкопряда. В частности, на месте исследований (Комсомольский лесхоз Северо-Осетинской АССР) в 1953 г. наблюдалось угасание вспышки массового размножения непарного шелкопряда, сопровождавшееся массовым заболеванием гусениц полиэдрией. Распространение инфекции сказалось на подопытном материале [2], так как инфекция ежедневно заносилась с кормом, доставляемым из леса. В результате этого в опытах была отмечена высокая смертность гусениц от полиэдрии, особенно старших возрастов их. Одновременно этот факт способствовал более полному проявлению разнокачественности потомства, характеризующейся также и различной смертностью (табл. 3).

Приведенные в табл. 3 данные показывают, что потомство, отродившееся из яиц, имеющих больший вес, оказалось более жизнеспособным. С увеличением веса яиц снизилась смертность и значительно возросло количество вылетевших самок. При этом самки, полученные в варианте 1, имели очень низкую плодовитость. Вместе с тем и вес яиц, отложенных

[2] Гусеницы выведены из яиц, отложенных бабочками в опыте 1952 г., где не наблюдалось заболеваний.

Таблица 3

Развитие непарного шелкопряда в зависимости от исходного веса яиц

№ варианта	Вес 100 яиц в мг	Колич. гусениц в опыте	Смертность в %	Колич. вылетевших самок	Средн. вес куколок в мг	Средн. плодовитость 1 самки (колич. яиц)	Средн. вес 100 яиц в мг
1	61,6—63,4	144	81,8	5	378,8	48	62,1
2	78,4—79,6	141	69,1	14	503,0	105	73,5
3	83,0—86,1	134	55,5	22	533,6	117	74.9

этими самками, был меньше, чем вес яиц от более плодовитых особей из вариантов 2 и 3.

В данном случае показатели плодовитости и веса яиц согласуются с выводами Ф. С. Трейман и Д. Ф. Руднева, о которых сказано ранее. Ф. С. Трейман (1938) подобные результаты получила в опытах с недостаточным питанием. Возможно, что элемент голодания имел место и в наших опытах, несмотря на то, что гусеницы получали корм в изобилии. Это голодание могло быть на I стадии развития, в результате ограниченности питательных веществ в яйцах с малым весом. Возможно, что причиной угнетения подопытных насекомых явилась также заносимая инфекция, что прежде всего резко увеличило смертность.

Оценивая результаты опытов по количеству самок, плодовитости и весу яиц, можно предполагать, что потомство, выведенное из легковесных яиц (вариант 1), не даст нарастания численности в результате низкой жизнеспособности и в природных условиях обречено на вымирание. Наибольшие перспективы для дальнейшего увеличения числа особей имеет часть популяции, полученная из более полновесных яиц в варианте 3.

Таким образом, данные о весе яиц могут явиться весьма полезным показателем для оценки состояния будущего поколения вредителя.

Выводы

1. Вес яиц непарного шелкопряда значительно колеблется. По нашим данным, он может изменяться от 0,45 до 1,24 мг. Эти колебания имеются в каждой популяции и связаны с условиями роста и развития гусениц. В ряде случаев изменения веса яиц связаны с плодовитостью самок, причем увеличение плодовитости сопровождается уменьшением веса яиц.

2. Вес яиц обусловливает возможности развития отродившихся из них гусениц. При этом более легкие яйца (весом менее 0,6 мг) дают меньший процент отрождения, а вышедшие из них гусеницы слабее, значительно чувствительнее к недостатку пищи и легче подвергаются заболеваниям.

3. Можно предполагать, что при высокой плодовитости самок, превышающей 500 яиц, происходит ослабление популяции в результате измельчания яйцепродукции. Это ослабление сопровождается распространением эпизоотий и увеличением заражения паразитами, что ведет к затуханию очагов массового размножения.

4. Поэтому при составлении прогнозов размножения непарного шелкопряда оценка его запаса по яйцекладкам должна сопровождаться определением веса яиц. Наиболее вероятно, что в тех случаях, когда большинство кладок будет содержать яйца, вес которых не превышает 0,60—0,65 мг, потомство окажется очень ослабленным и произойдет снижение численности. Наоборот, при преобладании яиц весом в 0,8—0,9 мг нужно будет ожидать дальнейшего нарастания численности.

5. Поскольку материал получен в основном в условиях лабораторного опыта, сделанные выводы нуждаются в широкой проверке в природных условиях в различные периоды размножения непарного шелкопряда.

Литература

Белановский И. Д., 1936. Закономерности в массовых размножениях вредителей в связи с метеорологическими факторами, Зоол. журн., т. XV, вып. 2.— 1940. О массовых размножениях насекомых, Экол. конференция по проблеме: «Массовые размножения животных и их прогнозы», Киев.

Вайнштейн Б. А., 1951. К экологии непарного шелкопряда, Зоол. журн., т. XXX, вып. 3.

Ильинский А. И., 1947. Наставление по надзору за вспышками массового размножения первичных вредителей в лесах водоохранной зоны, Руководящие указания по лесозащите, ч. II, Гослесбумтехиздат.— 1952. Надзор за хвое- и листогрызущими вредителями в лесах и прогноз их массовых размножений, Гослесбумиздат.

Ликвентов А. В., 1954. Влияние режима питания на рост и развитие непарного шелкопряда, Тр. ВИЗР, вып. 6.

Руднев Д. Ф., 1951. Определение яйцепродукции непарного шелкопряда по куколкам, Зоол. журн., т. XXX, вып. 3.— 1952. Вплив якості корму на плідність непарного шовкопряда, Наук. праці Ін-ту ентомол. та фітопатол., № 3.

Трейман Ф. С., 1938. Деякі дані про виживалість гусениць і лялечок і про варіювання плідності метеликів непарного шовкопряда (Porthetria dispar L.) залежно від умов харчування гусениць у природі, Збірник праць Відд. екол. наземних тварин, № 5.

Циопкало В. Л., 1940. Физиологическая характеристика непарного шелкопряда (Porthetria dispar L.) на разных стадиях развития в зависимости от рода кормового растения, Экол. конференция по проблеме: «Массовые размножения животных и их прогноз», Киев.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

РОЛЬ ПОВЕДЕНИЯ НАСЕКОМЫХ В ПРОЦЕССЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ИХ К РАСТИТЕЛЬНОЙ ПИЩЕ

А. Б. ГЕЦОВА и Л. К. ЛОЗИНА-ЛОЗИНСКИЙ

Естественно-научный институт им. П. Ф. Лесгафта

Согласно учению И. П. Павлова, поведение животных обусловлено как прирожденными — безусловными, так и приобретенными в течение жизни — условными рефлексами.

Можно ли ограничить деятельность любого животного только прирожденными рефлексами? И. П. Павлов на это отвечает вполне определенно: подобная ответная деятельность на внешнюю среду, «конечно, до известной степени обеспечивает существование организма, но далеко недостаточно (в особенности же для более или менее высших животных); так что, если мы лишим животное известной части нервной деятельности, то располагающее только прирожденными рефлексами животное, предоставленное себе, обречено на инвалидное существование, обречено на смерть» (1951, стр. 31).

В результате изменения поведения насекомое может приспособиться к новым условиям жизни без изменения своей организации, но в ряде случаев, как, например, при образовании новых пищевых связей, возникших на основе изменения поведения, выбора пищи с помощью органа чувств, могут произойти значительные перестройки обмена веществ и в связи с этим — всей биологии (например, цикла развития) и морфологических особенностей животного (D. Walsh, 1865; Холодковский, 1910; W. Woods, 1915; J. Harrison, 1927; Смирнов и Келейникова, 1950 и др.).

Таков, вероятно, путь возникновения биологических рас как один из способов видообразования (литературные обзоры в работах A. D. Imms, 1937; Кожанчикова, 1930, 1941; Кузнецова, 1948).

Нет необходимости доказывать большое значение изучения поведения насекомых, как врожденного, так и приобретенного в течение жизни, для практики. Выбор вредителями растений и паразитическими насекомыми хозяев (других насекомых, домашних животных и человека) для питания, а также для яйцекладки представляет собой одну из наиболее важных для нас форм поведения. Пищевая специализация, повидимому, возникает в тесной связи с реакцией органов чувств на пищевые раздражители (Васильев, 1912; Кузнецов, 1930).

В настоящей статье мы ставим своей задачей показать роль поведения насекомых в процессе приспособления их к растительной пище и, в частности, изменение выбора пищи в связи с предшествующими условиями воспитания. В качестве объектов исследования были взяты гусеницы непарного и дубового шелкопрядов (Porthetria dispar L. и Antheraea pernyi Guer.) и златогузки (Nygmia chrysorrhoea L.).

В связи с тем, что при выборе пищи гусеницами можно было предполагать участие вкусового, обонятельного, тактильного и зрительного анализаторов, мы старались дифференцировать роль каждого из них в отдельности; это, конечно, имеет значение в практике борьбы с вредителями сельского хозяйства.

Роль анализаторов при выборе пищи гусеницами

Для определения роли отдельных анализаторов при выборе пищи гусеницами непарного шелкопряда был поставлен ряд опытов. Гусеницы воспитывались на смешанном корме, состоявшем из листьев дуба, черемухи, ивы и хвои сосны.

Для выяснения роли зрительного анализатора глазки гусениц замазывали черной тушью, после чего гусениц помещали в центр кристаллизатора, где находились расположенные на равном расстоянии друг от друга листья дуба, черемухи, ивы, хвоя сосны. Через определенные промежутки времени подсчитывалось количество гусениц, питающихся на листьях каждого вида растения. В табл. 1 приведены данные по выбору пищи гусеницами с замазанными и с незамазанными глазками (контроль).

Таблица 1

Роль зрительного анализатора при выборе пищи гусеницами

Кормовое растение	Замазанные глазки		Незамазанные глазки	
	Колич. питающихся гусениц (в %) через			
	30 мин.	1 час	30 мин.	1 час
Черемуха	40,0	47,1	46,0	47,3
Дуб	44,0	38,9	32,4	31,9
Ива	12,0	14,0	21,6	16,1
Сосна	4,0	0	0	4,7

Таблица 2

Роль зрительного и тактильного анализаторов при выборе пищи гусеницами

Кашица из кормовых растений	Замазанные глазки		Незамазанные глазки	
	Колич. питающихся гусениц (в %) через			
	30 мин.	1 час	30 мин.	1 час
Дуб	39,3	41,6	41,2	43,4
Черемуха	38,8	43,5	39,7	41,8
Ива	22,9	14,9	19,1	14,8
Сосна	0	0	0	0

Из опытов следует, что особого изменения в поведении гусениц при устранении зрительного анализатора не наблюдалось — интенсивность питания их на всех видах корма, кроме сосны, которую они не ели, оставалась такой же, как и у контрольных особей.

Для того чтобы выяснить, имеют ли значение при выборе пищи тактильные рецепторы, гусеницам предлагали на выбор густую кашицу из растертых листьев тех же древесных пород. В опытах по выбору кашицы участвовали попеременно гусеницы с замазанными глазками и контрольные. Количество гусениц в каждом опыте равнялось 50 экз. Результаты данных опытов (табл. 2) не отличаются от приведенных выше. Гусеницы расползались к различным видам корма и оставались на кашице дуба, черемухи, отчасти ивы лишь после пробы пищи.

Так как в начале опытов, до непосредственного контакта с кормом, движение гусениц не было ориентированным — от центра к определенному виду корма и только после пробы кашицы или листьев гусеницы сосредоточивались на том или ином корме, можно предполагать, что обонятельный анализатор также не является ведущим.

Подобные же результаты получены в опытах с гусеницами дубового шелкопряда.

На основании наших данных можно сказать, что при выборе пищи гусеницами непарного и дубового шелкопрядов ведущую роль играют контактные хеморецепторы ротовых частей. У гусениц обонятельные и вкусовые рецепторы морфологически трудно различимы, так как нервные волокна обоих типов рецепторов могут находиться в одном нерве (V. C. Dethier a. L. E. Chadwick, 1948). Поэтому возможно, что известное значение при выборе пищи на очень близком расстоянии имеют и обонятельные рецепторы.

Изменчивость выбора пищи гусеницами в зависимости от периода вегетации растений

Гусеницы непарного шелкопряда и златогузки, вредители лесных пород,— многоядны; дубовый шелкопряд относится к олигофагам.

По данным О. Келуса (1939), гусеницы непарного шелкопряда развиваются, однако, неодинаково на разных породах. Наилучшее развитие наблюдается при питании листьями дуба, затем — яблони, черемухи, липы и березы.

А. С. Данилевский (1935) показал на гусеницах лугового мотылька, что выбор определенных растений совпадает с наилучшими условиями

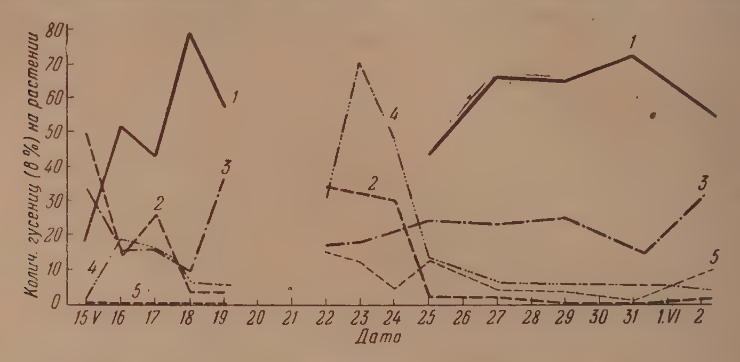


Рис. 1. Выбор корма гусеницами непарного шелкопряда в мае (20 и 21 мая наблюдений не было, с 22 по 25 мая листья дуба были съедены полностью)

1 — дуб, 2 — ива, 3 — черемуха, 4 — ольха, 5 — липа

питания и развития на них. Данное положение в целом правильно, но эти отношения значительно сложнее, так как реакции гусениц на корм и другие раздражители на разных этапах развития не остаются одинаковыми и имеется немало факторов, помимо наследственной приспособленности к данному виду растений (корму), влияющих на явления выбора.

Если предоставить одновременно гусеницам непарного шелкопряда значительное число различных кормовых субстратов — листьев разных древесных пород — и следить изо дня в день, какой из этих пород гусеницы питаются, то получаются весьма нечеткие представления о предпочитаемом ими корме.

Опыты проводились следующим образом: листья разных кормовых растений — дуба, ивы, черемухи, ольхи, липы — раскладывались примерно на равном расстоянии друг от друга на дне большого кристаллизатора. Гусеницы после вылупления из яиц помещались на середину дна сосуда. В начале опыта и затем при каждой даче свежего корма они расползались и находили листья того или иного вида растения. Корм менялся ежедневно, подсчет гусениц на растениях производился обычно два раза в день. Опыты велись в темноте, чтобы избежать неравномерности освещения, влияющего на поведение гусениц. Число гусениц в опыте колебалось от 100 до 125 экз.

Приводим для сравнения материалы двух опытов: первый проводился с 15 мая по 3 июня, второй — с 30 июня по 25 июля, т. е. в разные периоды вегетации растений. В обоих опытах гусеницы преимущественно питались листьями дуба в течение всего времени. В первом опыте в период с 15 по 24 мая большой процент гусениц питался ивой, после чего ива стала вызывать отрицательную реакцию. На черемухе питалось от 10 до 33% гусениц. Ольха вначале не привлекала гусениц, но когда бывали съедены листья дуба, гусеницы избирали преимущественно ольху и иву. Слабо поедалась липа, особенно в первые дни.

Во втором опыте, как и в первом, несмотря на то, что в наибольшей степени гусеницы питались дубом, численность гусениц на нем периодически менялась. В отдельные дни гусениц было больше на липе и ольхе; на иве и черемухе их было в среднем значительно меньше, но иногда больше, чем на липе и ольхе.

При сопоставлении данных двух опытов, проведенных в мае и июле, мы видим, что: 1) в первые 1—2 дня гусеницы избирают дуб в меньшей степени, чем, например, иву, ольху, черемуху, 2) листья липы больше ис-

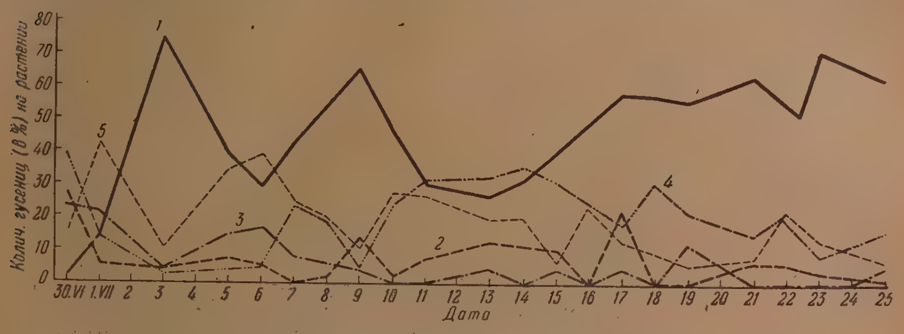


Рис. 2. Выбор корма гусеницами непарного шелкопряда в июле

Обозначения те же, что на рис. 1

пользуются в июле, а ольхи — во второй половине июля, чем в мае, тогда как черемуха и ива избираются чаще в мае, чем в июле (рис. 1 и 2).

У гусениц дубового шелкопряда (олигофага) также наблюдалась изменчивость в выборе кормовых растений (рис. 3). После вылупления (начало июня) гусеницам давался смешанный корм (ива, липа, ольха, черемуха, дуб, береза). В наибольшей степени они выбирали для питания листья дуба (рис. 3; 10. VI. 1953), но если последние исключались из опыта, то предпочтение отдавалось березе, черемухе, отчасти ольхе (с 12 до 18 июня). С 18 июня гусеницы начинают сильно повреждать иву. В дальнейшем листья березы съедаются полностью, наблюдается также сильное повреждение ивы, питание черемухой гусеницы прекращают совсем.

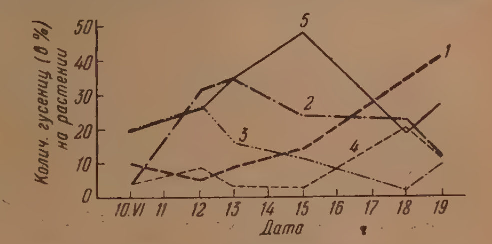


Рис. 3. Выбор корма гусеницами дубового шелкопряда

1 — ива, *2* — черемуха, *3* — ольха, *4* — липа, *5* — береза

Гусеницы в III возрасте вскоре после дачи свежего корма располагаются на различных растениях приблизительно в одинаковом количестве. Позднее они начинают распределяться по предпочитаемым растениям, и через 3 часа число их на отдельных растениях становится относительно постоянным. Наибольшее скопление гусениц отмечается на дубе (58,2%), затем на березе (20,8%), на черемухе же они отсутствуют (табл. 3).

Возникает вопрос, насколько соответствует скопление гусениц на том или ином корме его пищевой ценности для них. В табл. 4 представлены условия развития непарного шелкопряда в мае и июле. Наиболее благоприятно идет развитие на дубе; на липе и иве — лучше в июле, а на черемухе и березе — в мае. Таким образом, не во всех случаях выбор растений соответствует лучшим условиям развития при питании ими; так, гусеницы потребляли листья ивы в мае интенсивнее, чем в июле, но если их в мае кормили одной ивой, они погибали не переходя в IV возраст. Нецелесо-

образность подобной реакции зависит, очевидно, от неполного совпадения вкусовых качеств растения с его пищевой ценностью. На это указал один из авторов настоящей статьи (Лозина-Лозинский, 1946, 1954) в отношении хлопковой совки (Chloridea obsoleta). Отбор в этом направлении не успел еще сыграть свою положительную роль.

Таким образом, от сезонных изменений кормовых растений зависят не только скорость развития и выживаемость гусениц (Лозина-Лозинский, 1946, 1954; Кожанчиков, 1949), но и их поведение, выражающееся в выборе пищи; при этом предпочитаемость тех или иных растений сильно варьирует.

Таблица 3

Выбор растений гусеницами дубового шелкопряда

Растение	Колич. гусениц (в %) через		
	30 мин.	2 часа	3 часа
Ива	18,2	10,5	12,5
Липа	13,6	5,3	0,0
Ольха	18,2	10,5	8,3
Черемуха	18,2	15,8	0,0
Дуб	18,2	31,6	58,4
Береза	13,6	26,3	20,8

Пытаясь объяснить причину данного явления, мы провели некоторые биохимические анализы листьев растений, бывших в опытах. Мы брали пробы листьев, вегетировавших в конце мая — начале июня и в конце июля — начале августа. Проведено по 20 анализов на общий белковый азот, растворимые сахара и дубильные вещества, с трех-четырехкратной повторностью для углеводов и дубильных веществ и двукратной для белков. Результаты анализов приведены в табл. 5.

Таблица 4

Продолжительность развития и выживаемость гусениц непарного шелкопряда

Кормовое растение	Май		Июнь	
	Средняя продолжительность развития (в сутках)	% окукливания	Продолжительность развития (в сутках)	% окукливания
Дуб	28	46,6	43—60	46,0
Черемуха	30	30,0	Погибли во II возрасте на 14-й день	—
Береза	33	34,0	46—70	18,0
Ива	Погибли в III возрасте на 20-й день	—	48—60	10,0
Липа	Погибли во II возрасте на 13-й день	—	44—64	18,0
Ольха	—	—	48—60	16,0

Таблица 5

Сезонное изменение химизма листьев — корма непарного шелкопряда

Показатели	Береза		Дуб		Ива		Черемуха		Липа	
	V—VI	VII—VIII	V—VI	VII—VIII	V—VI	VII—VIII	V—VI	VII—VIII	V—VI	VII—VIII
	Результаты анализов (в % на сухое вещество)									
Общий азот	1,39	1,00	1,39	1,32	1,09	0,93	1,18	1,41	2,51	1,31
Растворимые сахара	3,6	16,8	6,06	10,44	4,6	10,10	14,25	15,68	8,4	11,2
Дубильные вещества	3,27	2,96	5,73	4,5	4,91	4,09	6,54	4,91	1,63	0,41

Из табл. 5 следует, что в листьях исследованных видов растений белков и дубильных веществ больше, а углеводов меньше в конце мая — начале июня, чем в конце июля — начале августа. Эти данные позволяют предположить, что таким соотношением в какой-то степени определяется скорость развития непарного шелкопряда, которая значительно больше в весенний период вегетации кормовых растений. Сделать же вывод о том, что эти свойства заставляют гусениц выбирать для питания тот или иной вид растения, не представляется возможным, так как кормовые и вкусовые качества листьев определяются не только содержанием в них белков, углеводов и дубильных веществ, но и всей совокупностью компонентов, необходимых для нормального роста, развития живого организма и активного поглощения им пищи. Для насекомых, питающихся дубом, дубильные вещества — таннины — хотя и не имеют питательного значения, но, повидимому, являясь сигнализаторами обычной пищи гусениц, вызывают положительную реакцию со стороны хеморецепторов. Так, в наших опытах с дубовым шелкопрядом листья липы (которая не является кормовым растением дубового шелкопряда), посыпанные таннином, интенсивно поедались гусеницами начиная с 1 возраста, хотя смертность при этом только за 4 дня достигла 50%.

Для полифагов имеет значение не только то, что пластичность реакции на корм выгодна виду для его распространения, но и то, что смена кормовых растений и изменение пищевого режима в ряде случаев способствуют повышению жизнеспособности организма. Смена кормовых растений в опытах Е. С. Смирнова и С. И. Келейниковой (1950) повышала жизненность тлей. В наших опытах с непарным шелкопрядом при переводе гусениц в III—IV возрасте с липы на ольху или с ивы на дуб повышалась выживаемость гусениц по сравнению с таковой при непрерывном питании одним кормом, например дубом. Но перевод гусениц с липы или березы на дуб не давал такого эффекта.

У полифагов, повидимому, в связи с пластичностью обмена веществ находится и большая изменчивость в выборе пищи при помощи анализаторов. Мы видим, что, несмотря на лучшие условия развития при непрерывном питании на дубе по сравнению с другими породами, гусеницы не обязательно выбирали одни листья дуба, а питались также и на других породах.

Влияние смешанного корма на поведение и развитие гусениц

Можно предположить, что на развитие влияет не только последовательная смена корма, но и одновременное питание разными растениями.

С целью выяснения этого вопроса было поставлено несколько серий опытов по следующей методике: гусениц непарного шелкопряда помещали на дно кристаллизатора и выращивали на смешанном корме: одну серию на дубе + черемуха, другую — на черемухе + ива. Параллельно велись контрольные серии опытов с питанием гусениц на одном растении. Отмечались сроки наступления линек. После линек гусениц взвешивали. Для каждого опыта было взято по 25 гусениц.

В табл. 6 приводятся данные по максимальному весу гусениц III и IV возрастов (с V возраста в связи с сильной половой дифференциацией, выражающейся, в частности, в размерах тела, и с недостаточным количеством особей каждого пола вес гусениц не приводится).

Из табл. 6 следует, что при выкармливании гусениц до IV возраста на смешанном корме— дуб + черемуха — вес их тела по сравнению с особями, питающимися одним дубом, черемухой или другими комбинациями кормовых растений, повышается. Одновременное питание черемухой и ивой дало по сравнению с питанием одной черемухой снижение в весе, удлинение развития и увеличение смертности, что, очевидно, связано с угнетающим действием химических компонентов, входящих в состав листьев ивы. Данное предположение подтверждается тем, что при питании

Таблица 6

Влияние смешанного корма на вес (в мг), выживаемость и скорость развития гусениц непарного шелкопряда

	Показатели	Кормовое растение			
		черемуха	дуб	дуб+черемуха	ива+черемуха
III возраст	Средний вес и ошибка ($M \pm m$)	91,3 ± 4,23	131,3 ± 7,46	191,66 ± 9,89	55,0 ± 3,70
	Колебания веса	54—130	90—183	93—288	34—106
	Квадратическое отклонение (σ)	20,30	35,77	48,40	18,50
	Коэффициент вариации (c)	22,20	27,30	25,24	33,63
IV возраст	Средний вес и ошибка ($M \pm m$)	250 ± 15,78	361,7 ± 20,3	377,2 ± 24,51	189,29 ± 25,9
	Колебания веса	130—376	218—630	176—684	118—251
	Квадратическое отклонение (σ)	77,20	97,20	125,20	31,70
	Коэффициент вариации (c)	30,44	22,20	33,19	16,82
	Прирост веса в % за IV возраст	298,0	284,0	205,0	347,0
	% выживаемости с I по V возраст	96,0	100	100	56,0
	Продолжительность развития (в сутках) всей фазы	30	29	27	35

одной ивой гусеницы погибали уже на III возрасте.. Однако из данных по избирательности корма на основе функции хеморецепторов следует, что, несмотря на малую ценность ивы как кормового растения, она все же избиралась гусеницами (см. выше).

Интересно, что при наличии смешанной пищи и возможности выбора гусеницы питаются не одним из видсв кормовых растений — лучшим, а несколькими, что влияет на их рост и выживаемость.

На IV возрасте, судя по высокому приросту веса гусениц, воспитывавшихся на черемухе + ива, произошло приспособление к питанию черемухой и выработалась, возможно, отрицательная реакция к иве.

Исходя из того, что смешанный корм вызывает специфическую ответную реакцию гусениц, которая при этом становится пластичнее, можно предположить, что гусеницы после воспитания на комплексе растений смогут перейти к питанию несвойственным им кормом. Опыты с гусеницами дубового и непарного шелкопрядов подтвердили это предположение. Гусеницы дубового шелкопряда, питавшиеся с I возраста только на листьях дуба, не могли уже в дальнейшем питаться на неблагоприятных растениях (например, на липе) и погибали, но такие же гусеницы, воспитывавшиеся с рождения на смешанном корме — листьях дуба, березы, черемухи, ивы, липы,— питались листьями всех перечисленных видов, находились ли они вместе или отдельно.

Если гусеницам непарного шелкопряда в I возрасте предлагалась хвоя сосны, то они погибали от голода. При употреблении в пищу лишь одного вида растения, такого, как дуб или черемуха, и последующем переводе на сосну гусеницы также погибали, не пробуя ею питаться. Во II возрасте, после питания на других растениях, они приступали к питанию хвоей, а начиная с III возраста питались ею нормально. Если гусеницы

после отрождения в течение 2 суток находились на смешанном корме, а затем переводились на сосну, они питались ею и переходили в следующий возраст.

Следовательно, не врожденное отсутствие каких-либо ферментов и невозможность переваривать хвою сосны вызывают отказ от питания ею, а какие-то другие отрицательные свойства, определяемые анализаторами. Отказ от питания не был вызван также невозможностью прогрызать покровы хвои.

Иначе говоря, у насекомого состав ферментов может быть достаточно разнообразен и приспособлен для переваривания различной пищи, но тем не менее имеется определенная пищевая настроенность, в результате которой годные для питания вещества выбираются и поглощаются с неодинаковой интенсивностью или совершенно не употребляются насекомыми. Л. К. Лозина-Лозинский (1941, 1954) обнаружил, что гусеницы хлопковой совки поглощали очень мало корма при питании листьями нута, имеющими кислые выделения железок; гусеницы питались с перерывами и не достигали большого веса, но тем не менее переваривали эту пищу значительно полнее, чем при интенсивном питании, например, семенами нута. Об этом можно судить по большему приросту веса тела гусениц на единицу веса съеденных листьев нута по сравнению с приростом на единицу веса съеденных семян нута и по отношению веса съеденной пищи к весу выделенных экскрементов.

Из этого не следует, что вкусовые реакции находятся в отрыве от всей пищеварительной деятельности. Согласно учению И. П. Павлова, органы чувств сигнализируют о качестве раздражителей и через центральную нервную систему приводят в действие работу внутренних органов. Необычная пища еще не является таким сигналом, и вследствие этого происходит отказ от питания.

Возникает вопрос, почему же гусеницы непарного шелкопряда непосредственно после отрождения отказываются питаться хвоей, а после питания другими растениями, особенно в следующем возрасте, начинают употреблять ее в пищу? Очевидно, в связи с тем, что консерватизм наследственности сказывается сильнее в I возрасте, чем в следующем: после того как гусеницы уже питались, их вкусовые реакции становятся более пластичными.

И. П. Павлов писал: «Нужно, следовательно, тронуть вкусовой аппарат, привести его в движение для того, чтобы дальше деятельность его поддерживалась менее сильными раздражителями» (1949, стр. 96). Хотя эти слова И. П. Павлова сказаны им по поводу пищеварительной функции человека, мы видим в них ключ к пониманию пищеварительных реакций любых животных, имеющих вкусовые анализаторы.

С этой точки зрения возможно объяснить и тот малопонятный факт, о котором мы упомянули выше, а именно, что лучший для развития непарного шелкопряда корм, каким является дуб, в I возрасте употребляется в пищу в меньшей степени, чем другие растения. Повидимому, дуб в пределах ареала непарного шелкопряда в СССР не является его первичным и основным кормовым растением, но по своей пищевой ценности он оказался выше других. В I возрасте сказываются более прочные унаследованные реакции органов чувств по отношению к другим видам растений.

Приведенные нами опыты и соображения позволяют предположить, что можно преодолеть консерватизм пищевой специализации насекомых путем воспитания и расшатывания этой специализации, исходя из известной пластичности реакций хеморецепторов. Повидимому, в пользу этого говорят опыты Следден (D. Sladden, 1934) по изменению пищевой специализации у палочников (Dixippus morosus) и Г. В. Самохваловой (1951) у тлей.

Вопрос о физиологических механизмах избирательной реакции гусениц при изменении условий воспитания остается не вполне ясным.

Выбор пищи гусеницами в зависимости от предшествующего питания

В опытах, где имеется свободный выбор корма, гусеницы не адаптируются к строго определенному питанию, но вместе с тем выбирают кормовые растения, более благоприятные для своего развития, к которым у них имеется врожденная положительная реакция.

Возникает вопрос, какие растения будут избираться гусеницами, если их некоторое время воспитывать на определенном корме: растения, являющиеся предпочитаемым кормом в природе, или растения, менее благоприятные, но служившие пищей гусеницам в течение известного периода их развития?

Опыты ставились следующим образом: 75—100 гусениц воспитывались в течение первых двух возрастов на листьях какой-либо одной древесной породы, а затем помещались в кристаллизатор, где находились листья различных пород; так же как в предыдущих опытах, гусеницы получали возможность «свободного» выбора корма. Гусеницам непарного шелкопряда предоставлялся «свободный» выбор растений в течение 1—5 дней, для того чтобы выяснить, насколько прочно сохраняется реакция к тому кормовому растению («основному»), на котором шло воспитание.

Эти опыты показали, что в большинстве случаев в первую очередь избиралось «основное» растение. Иначе говоря, если гусеницы воспитывались на березе, иве, ольхе или липе, они избирали при наличии других пород те растения, которыми питались ранее (табл. 7).

Таблица 7

Выбор корма гусеницами непарного шелкопряда в зависимости от предшествующего питания (по дням)

Растение, на котором проходило воспитание	День опыта	Дуб	Черемуха	Береза	Ива	Ольха	Липа
		Колич. питающихся гусениц (в %)					
Дуб	1-й	8,0	0	—*	12,0	56,0	24,0
„	2-й	37,7	0	—	5,8	26,8	29,6
Черемуха	1-й	36,0	24,0	—	16,0	12,0	12,0
„	2-й	24,0	20,0	—	4,0	24,0	28,0
„	3-й	52,0	32,0	—	0	12,0	4,0
Береза	1-й	6,6—36,0	0	45,0—72,6	0	0—19,8	0—18,9
„	2-й	30,4	0	51,2	0	10,8	7,6
„	3-й	0	0	67,2	0	21,5	11,2
„	4-й	12,0	0	67,2	0	21,4	0
„	5-й	20,0	0	70,0	0	0	10,0
Ива	1-й	15,0—22,4	0	0	67,2—85,0	0	0—11,2
Ольха	1-й	16,4	11,5	—	6,9	55,8	9,4
„	2-й	9,0	12,0	—	9,0	36,9	33,1
„	3-й	40,5	2,7	—	2,7	27,3	27,0
Липа	1-й	90,0	13,5	—	8,0	13,5	56,0
„	2-й	15,2	7,6	—	3,8	34,2	39,2

* Минус (—) обозначает отсутствие данного растения в опыте.

Не вполне понятными оказались результаты опытов, в которых «основным» растением был дуб: в 1-й день «свободного» выбора гусеницы питались преимущественно ольхой — растением, близким по наличию дубильных веществ к дубу, и лишь на следующий день переходили к питанию дубом. Черемуха в период этих опытов (июль) (рис. 2) была очень неблагоприятным кормом, и, повидимому, этим следует объяснить

слабый выбор ее гусеницами, хотя в других опытах с черемухой, а также с иными мало пригодными для развития насекомых растениями, гусеницы все же избирали эти растения, если они были «основными».

В опытах с ольхой и липой гусеницы начинали в меньшей степени ими питаться уже на 2-й и 3-й дни «свободного» выбора и переходили на другие кормовые растения. Возникшая ранее положительная реакция постепенно исчезала, возможно, в связи с малоблагоприятными кормовыми свойствами липы и ольхи.

Наиболее устойчивая положительная реакция отмечалась у гусениц по отношению к березе: даже после 5 суток «свободного» выбора они избирали березу, которая перед этим была «основным» кормовым растением.

Другие опыты были поставлены с предоставлением выбора корма после воспитания гусениц в течение нескольких возрастов (от I до IV возраста) на каком-либо одном виде растения (табл. 8).

Таблица 8

Выбор корма гусеницами непарного шелкопряда в зависимости от предшествующего питания (по возрастам)

Растение, на котором проходило воспитание	Возраст	Дуб	Черемуха	Береза	Ива	Ясень	Липа
		Колич. питающихся гусениц (в %)					
Дуб	II	78,8	13,0	8,2	0	—	—
„	III	80,0	5,0	10,0	0	—	5,0
„	IV	93,7	0	0	0	—	6,3
Черемуха	II	13,6	66,6	0	6,6	6,6	6,6
„	III	18,8	43,7	12,5	0	25,0	0
„	IV	9,1	63,6	9,1	9,1	9,1	0
Береза	II	11,4	5,7	71,5	2,8	—	8,6
„	III	17,2	6,9	68,9	3,5	—	3,5
„	IV	15,0	10,0	70,0	5,0	—	0
Ива	II	20,0	0	10,0	60,0	10,0	0
Ясень	II	15,1	15,1	24,2	6,6	36,4	3,0

Из табл. 8 видно, что в любом возрасте гусеницы при «свободном» выборе избирали «основное» растение в наибольшей степени. Это особенно интересно сопоставить с реакцией «свободного» выбора в начале опыта: на березе развитие идет плохо, и гусеницы ее почти не избирают, однако при воспитании на березе в течение двух-трех возрастов гусеницы выбирают ее в значительно большей степени, чем другие растения.

Предпочтение березы, ивы и особенно ясеня интересно тем, что эти породы весьма неблагоприятны для развития непарного шелкопряда и на них постепенно происходит вымирание; на березе окукливается 18—38% гусениц, на иве развитие не доходит до конца, а на ясене оно прекращается во II возрасте.

Следовательно, изменение реакций, обусловленных деятельностью анализаторов, не всегда совпадает с приспособлением процесса питания в целом, от которого зависят рост и жизнеспособность. Возможность питания и развития на необычном кормовом растении связана в первую очередь с положительной реакцией органов вкуса к данному корму, а затем уже со способностью перестраивать обмен веществ, извлекать, использовать при пищеварении те вещества, которые имеются в новом корме. Пищевая отрицательная реакция к какому-либо растению, которое никогда или по крайней мере длительное время не служило источником питания, обусловлена часто не невозможностью ассимиляции пищевых компонентов, а отрицательной реакцией на вкус или запах этого растения.

Те же данные получены для дубового шелкопряда и златогузки. Если гусеницы дубового шелкопряда выкармливались на березе, иве, черемухе или ольхе, они при «свободном» выборе оказывали предпочтение тому растению, на котором шло воспитание (табл. 9). Однако в отношении растений, неблагоприятных для развития дубового шелкопряда, реакция гусениц к «основному» корму не была длительной: при одновременном нахождении в кристаллизаторе листьев березы и черемухи гусеницы на 2-й день начинали оказывать предпочтение не черемухе, на которой шло воспитание, а березе, а на 3-й день на черемухе оставались лишь единичные особи. Возможно, что если бы воспитание на черемухе проходило в течение нескольких возрастов, положительная реакция была бы более длительной.

Таблица 9

Выбор корма гусеницами дубового шелкопряда в зависимости от предшествующего питания (по возрастам) *

Растение, на котором проходило воспитание	Возраст	Береза	Ива	Черемуха	Ольха	Дуб
		Колич. питающихся гусениц (в %)				
Береза	II	58,5	8,3	8,3	—	24,9
»	II	62,7	—	—	—	37,3
»	III	63,6	—	—	—	36,4
Ива	II	23,8	34,3	10,3	—	31,6
»	II	23,4	76,6	—	—	—
»	II	—	80,4	—	—	19,6
»	III	33,9	66,1	—	—	—
»	III	—	67,5	—	—	32,5
»	IV	17,5	82,5	—	—	—
»	IV	—	66,6	—	—	33,3
Черемуха	II	—	6,4	52,0	—	41,6
»	III	19,6	—	80,4	—	—
»	III	—	—	65,0	—	35,0
Ольха	II	—	—	—	77,5	22,5

* В каждом опыте было от 25 до 50 гусениц.

Таблица 10

Выбор корма гусеницами златогузки в зависимости от предшествующего питания

Растение, на котором проходило воспитание	Дуб	Черемуха	Ива
	Колич. питающихся гусениц (в %)		
Дуб	66,3	33,6	—
Ива	26,9	—	73,1
»	—	26,1	73,9

Гусеницы златогузки II и III возрастов, взятые из природы, выбирали листья различных видов растений в следующем порядке[1]: черемуху — 49,3%, иву — 30,1%, дуб — 16,2%, липу — 2,2%, березу — 2,1%.

После того как они помещались на какое-либо одно из этих кормовых растений и воспитывались на нем в течение 15—18 дней, выбор менялся (табл. 10). После питания на иве и дубе гусеницы предпочитали эти растения черемухе.

Таким образом, постоянное влияние при воспитании гусениц одного основного раздражителя — химизма пищи — вызывает образование положительной реакции к данному раздражителю. Такого рода реакции можно рассматривать как результат возникших временных связей.

[1] В каждом из приводимых ниже опытов со златогузкой было от 50 до 60 гусениц.

Влияние изменения химизма пищи на обменные реакции гусениц

Пищеварительные процессы находятся в соответствии с качеством поглощенной пищи, а потому изменение ее состава, химических свойств отражается на функции пищеварительных желез. Перестройка функции осуществляется, очевидно, благодаря регулирующей роли центральной нервной системы, а потому, если насекомое под влиянием голода начинает выбирать не обычное в его жизни кормовое растение, мы не только обнаруживаем адаптивную реакцию органов чувств, но и вправе ожидать изменения пищеварительной функции.

В качестве доказательства можно взять изменение кислотно-основного равновесия гусениц под влиянием смены корма. А. Ф. Арсеньев и Н. В. Бромлей (1951) доказали существование больших различий в pH экскрементов при питании гусениц дубового и тутового шелкопрядов листьями разных древесных пород.

В наших опытах исследовалась концентрация водородных ионов (по Михаэлису) в экскрементах гусениц дубового шелкопряда, питающихся на дубе и березе, а также при изменении их кормового режима — при переводе с дуба на березу или с березы на дуб.

Обнаружено следующее: экскременты гусениц, питающихся дубом, имеют более кислую реакцию — pH = 3,8—5,8 (в среднем 5,0; по А. Ф. Арсеньеву и Н. В. Бромлей pH = 4,7—4,8), чем при питании березой; в последнем случае pH колебалось от 5,2 до 7,0 (в среднем 6,2). При переводе гусениц с одного кормового растения на другое наблюдалось соответствующее изменение pH экскрементов. Так, при переводе гусениц с питания листьями дуба на березу реакция экскрементов в течение первых 3 дней была более кислой (pH = 4,0; 5,2; 5,8), чем в последующие дни (pH = 5,2—6,8), когда она стала соответствовать таковой экскрементов, выделяемых гусеницами, постоянно питавшимися березой. При переводе же с березы на дуб в первые 5 дней pH экскрементов равнялось 6,6—6,8, а затем наступило повышение кислотности (pH — от 5,4 до 4,4), характерное для гусениц, питающихся дубом.

Следовательно, если насекомые активно избирают для питания другую пищу на основе образования временной связи, то у них наступают изменения в обмене веществ, которые могут отражаться на дальнейшем развитии насекомого.

Вопросы, затронутые в настоящей статье, имеют практическое значение. Для изменения пищевой специализации полезных насекомых в связи с проблемой расширения районов их разведения необходимо теоретически обосновать условия, при которых культивируемое насекомое можно перевести на новый пищевой субстрат. Мы считаем, что в этом отношении может оказать влияние направленное изменение поведения на основе выработки у насекомого новых временных связей. Кроме того, существенное значение для перевода на новый объект питания приобретает выкармливание личинок на смешанном корме, благодаря чему усиливается пластичность реакции на корм. При изменении пищевого режима необходимо прежде всего учитывать вкусовые реакции личинок; их же следует иметь в виду при применении отравленных приманок для личинок вредных насекомых.

Фактор поведения становится особенно важным при анализе случаев быстрого перехода вредителей на новые объекты питания. Об этом акад. Е. Н. Павловский (1953) писал: «Замечательно то, что нередко переход насекомых на новые для них культурные растения совершается внезапно — при первом появлении последних. Полностью выпадает более или менее продолжительный период адаптации таких насекомых к новым объектам питания, что ставит энтомологов лицом к лицу с непредвиденным фактом внезапного появления нового вредителя из состава обычной энтомофауны».

Выводы

1. Изучение роли органов чувств в поведении гусениц при выборе ими пищи показало, что ведущая роль принадлежит контактным хеморецепторам в области ротового аппарата. Дистантный обонятельный и тактильные раздражители не имеют значения. Устранение зрения также не изменяет поведения гусениц при выборе кормовых растений.

2. Выбор гусеницами листьев древесных пород для питания в условиях эксперимента сильно меняется в течение сезона. Выбор растения не связан в этом случае с изменением содержания в нем белков и углеводов, а определяется, очевидно, компонентами корма, действующими на хеморецепторы гусениц.

3. Выбор кормовых растений и наилучшие условия развития на избранном растении не всегда или не полностью совпадают. Это обусловлено тем, что в индивидуальной жизни перестройка реакции поведения происходит не одновременно с приспособлением пищеварительной системы к новой или несвойственной ранее виду пище.

4. Питание гусениц непарного и дубового шелкопрядов основным кормовым растением, например дубом, в течение 1 возраста в дальнейшем вызывает отказ от питания другими растениями или слабое их поедание. Если же гусениц начиная с отрождения кормить смешанной пищей в течение первых 2 дней, то пластичность реакции выбора корма увеличивается, и возникает возможность в дальнейшем проводить выкармливание на несвойственной для I возраста пище.

5. Воспитание гусениц на определенных видах растений уменьшает изменчивость выбора и вызывает, как правило, выбор тех видов среди ряда предлагаемых, на которых шло предшествующее развитие. При этом избираются растения и тех видов, которые были наименее благоприятны для развития. Это говорит о приспособлении организма к новым условиям на основе возникшей временной связи, что в свою очередь позволяет прийти к выводу о возможности преодоления консерватизма пищевой специализации насекомых путем изменения условий воспитания.

6. Изменение химизма листьев при переводе гусениц с одного кормового растения на другое сказывается на кислотно-основном равновесии гусениц. Установлено, что экскременты гусениц, питающихся разными кормовыми растениями, обладают неодинаковым pH. При переводе гусениц с одного растения на другое соответственно меняется pH экскрементов. За изменением выбора пищи следует приспособительное изменение пищеварительной функции.

Литература

Арсеньев А. Ф. и Бромлей Н. В., 1951. Значение минеральных компонентов корма в повышении жизнеспособности гусениц дубового и тутового шелкопрядов, Дубовый шелкопряд, Тр. плен. секции шелковод. в 1949—1950 гг.

Васильев В., 1912. Кормовые растения растительноядных насекомых и причины, обусловливающие их выбор, Вестн. сахарн. пром., XII.

Данилевский А. С., 1935. Роль питающих растений в биологии лугового мотылька, Энтомол. обозр., XXVI.

Келус О., 1939. О роли кормовых растений в развитии непарного шелкопряда, Зоол. журн., т. XVIII, вып. 6.

Кожанчиков И. В., 1930. О расах и модификациях филлоксеры (Phylloxera vitifolii), Русск. энтомол. обозр., 30.— 1941. Об условиях возникновения биологических форм у Gastroidea viridula Deg. (Coleoptera, Chrysomelidae), Тр. ЗИН АН СССР, т. VI, вып. 4.— 1949. Значение сезонных изменений листьев кормовых растений в развитии непарного шелкопряда, ДАН СССР, т. LXVI, № 6.

Кузнецов Н. Я., 1930. Связь географического распределения белянок, Lepidoptera, Asciidae с распространением их кормовых растений и с химизмом последних, Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, XXXI.— 1948. Физиология насекомых.

Лозина-Лозинский Л. К., 1946. К вопросу о причинах избирательности в явлениях яйцекладки у бабочек, Журн. общ. биол., т. VII, № 6.— 1954. Роль питания в развитии и размножении хлопковой совки (Chloridea obsoleta Fabr.), Тр. Всесоюз. энтомол. об-ва, т. 44.

Павлов И. П., 1949. Избранные произведения (под ред. Х. С. Коштоянца), Госполитиздат., М.— 1951. Полное собрание сочинений, изд. 2-е, т. IV.
Павловский Е. Н., 1953. Основные задачи энтомологической науки в связи с решениями Сентябрьского пленума ЦК КПСС, Энтомол. обозр., т. XXXIII.
Самохвалова Г. В., 1951. Получение наследственных изменений у тлей при перемене кормовых растений, Журн. общ. биол., т. XII, № 3.
Смирнов Е. С. и Келейникова С. И., 1950. Изменение жизненности и наследование приобретенных признаков у Neomyzus circumflexus Bucot. (Aphididae), Зоол. журн., т. XXIX, вып. 1.
Холодковский Н. А., 1910. О биологических видах, Изв. Академии наук, CVI, № 10.
Dethier V. C. a. Chadwick L. E., 1948. Chemoreception in insects, Physiol. Rev., vol. 28, No. 2.
Harrison J., 1926—1927. On the inheritance of food habits, Proc. Univ. Durham. Phil. Soc., VII.
Imms A. D., 1937. Recent advances in entomology, London.
Sladden D., 1934. Transference of induced food habits from parents to offspring, Proc. Roy. Soc. B., CXIX.
Walsh D., 1865. On the phytophagie varieties and phytophagous species, Proc. Ent. Soc. Phil., IV.
Woods W., 1915. The biology of the alder flea-bettle Haltica bimarginata Say., Bull. Maine Expt. Sta., Orono.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

РИТМИКА РАЗМНОЖЕНИЯ И КОРМОВЫЕ РАСТЕНИЯ OSCINELLA PUSILLA MG.

Э. П. НАРЧУК

Кафедра энтомологии Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Среди вредителей культурных злаков большинство насекомых сохраняет пищевые связи с дикорастущими растениями. Особенно важна эта связь для насекомых, вредящая фаза которых питается растением, находящимся только в определенном фенологическом состоянии. Если же вредитель имеет больше одной генерации в год, то такая связь является непременным условием существования популяции. Без этой связи невозможен сезонный цикл развития. В период отсутствия необходимых условий на посевах сохранение популяции возможно только на дикорастущих растениях. Они являются естественной резервацией ряда вредных видов, и отсюда происходит переселение последних на посевы.

Все сказанное непосредственно относится к группе скрытостеблевых вредителей злаков, объединявшихся ранее в один вид — шведская мушка (Oscinella frit L.). О пищевой специализации входящих сюда видов известно крайне мало.

Литературные данные говорят о чрезвычайно широком диапазоне пищевых связей шведской мушки. Среди культурных и дикорастущих злаков отмечено 66 видов (Кришталь, 1947), на которых могут питаться ее личинки. Однако почти во всех случаях авторы ограничивались только регистрацией наличия личинок в стебле растения. Использование этих материалов тем более затруднено, что в настоящее время мы уже не можем считать шведскую мушку единым видом (K. Roos, 1938; J. E. Collin, 1946; Селиванова, 1951). В связи с этим необходим критический пересмотр сведений о кормовых растениях входящих в эту группу видов и выяснение их роли в размножении вредителя.

Размножение насекомых и его ритмика связаны с пищевой специализацией. Вопрос о взаимной связи развития фитофагов и их кормовых растений почти не затронут в нашей литературе.

Изучение ритмики размножения ячменной мушки (Oscinella pusilla Mg.) проводилось нами в Ворошиловградской области и Центрально-Черноземном заповеднике под Курском.

Самки ячменной мушки вылетают из пупариев с недоразвитыми яичниками и неспособны к откладке яиц. Брюшко новорожденных самок содержит огромное количество жирового тела, за счет питательных веществ которого происходит дозревание яиц для первой и частично второй кладки. Наличие жирового тела и его количество могут служить первым критерием для суждения о возрасте самок. Для более точного определения физиологического состояния самок мною для ячменной мушки был применен метод, предложенный О. С. Кузиной (1950) для жигалок.

Максимальное число яйцевых трубочек в одном яичнике — 11, минимальное — четыре (рис. 1). В течение вегетационного сезона наблюдается закономерное уменьшение числа яйцевых трубочек, а следовательно, и количества откладываемых яиц у самок последующих генераций. Кроме того, в течение жизни особи количество функционирующих яйцевых трубочек может уменьшаться, так как в некоторых трубочках застревают недоразвившиеся яйца. Это бывает у старых самок и чаще во второй половине лета.

Каждый яичник посредством короткого парного яйцевода (рис. 2, *п. я.*) связан с

непарным яйцеводом (*н.я.*), переходящим далее во влагалище (*вл.*). В месте перехода в) яйцевод впадают придаточные железы (*п. ж.*) и два семеприемника (*с. п.*).

Яйцевая трубочка (рис. 3) построена по политрофическому типу и состоит из концевой нити (*к. н.*), концевой камеры (*к. к.*) и собственно трубочки с рядом последовательно развивающихся фолликулов. Стенки яйцевой трубочки состоят из двух оболо-



Рис. 1. Яичники ячменной мушки со зрелыми яйцами

п.я.
с.п.
п.ж.
н.я.
в.л.

Рис. 2

к.н
к.к.
н.о
в.о
ж.т.
А
ж.т
Б

Рис. 3

Рис. 2. Дистальная часть половой системы самки ячменной мушки

п. я. — парные яйцеводы, *н. я.* — непарный яйцевод, *с. п.* — семеприемники, *п. ж.* — придаточные железы, *вл.* — влагалище

Рис. 3. Яйцевые трубочки: *А* — сразу же после откладки, *Б* — после опускания желтого тела

к. н. — концевая нить, *к. к.* — концевая камера (гермарий), *н. о.* — наружная оболочка, *в. о.* — внутренняя оболочка, *ж. т.* — желтые тела

чек — наружной (*н. о.*) и внутренней (*в. о.*). Наружная отходит от концевой нити и на дистальном конце переходит в стенки парных яйцеводов. Она неплотно прилегает к фолликулам и хорошо видна в местах их соприкосновения. Внутренняя оболочка облегает фолликул, повторяя его форму, и образует перетяжки между ними.

Яйцевая клетка на неокрашенных трубочках обычно бывает видна в виде темного пятна вследствие отложения желтка. При развитии фолликула яйцевая клетка увеличивается в размерах, а находящиеся сверху питательные клетки уменьшаются в объеме, сжимаются и образуют так называемое желтое тело (*ж. т.*). Эта группа клеток не выходит вместе с яйцом, а остается в яйцевой трубочке и спускается впоследствии в парные яйцеводы (рис. 3 и 4).

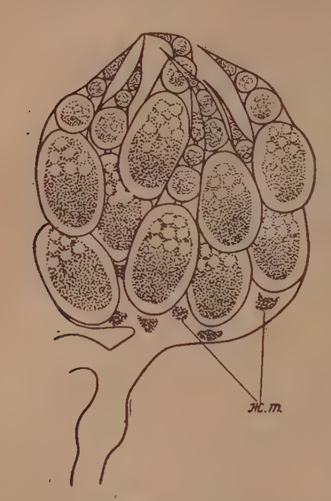


Рис. 4. Яичник ячменной мушки после первой кладки. Видны желтые тела

Руководствуясь этими признаками — наличием жирового тела в полости брюшка и желтых тел в яйцеводах, у самок ячменной мушки можно выделить пять возрастных категорий.

1. Жирового тела очень много. Дистальный фолликул на фазах No, N, 1, предыдущий фолликул в процессе отделения от гермария. Новорожденные самки.
2. Жирового тела много. Дистальный фолликул на II—IV фазах. Неклавшие самки.
3. Жировое тело есть. Дистальный фолликул на V фазе. Часто в некоторых яйцевых трубочках этого фолликула уже нет, так как яйцо отложено. Самки в период кладки.
4. Жирового тела нет или очень мало. Дистальный фолликул на I—IV фазах. Есть желтые тела в парных яйцеводах. Самки, отложившие одну или несколько кладок.
5. Жирового тела нет. Дистальный фолликул на V фазе. Есть желтые тела в парных яйцеводах. Самки, проделывающие вторую и последующие кладки.

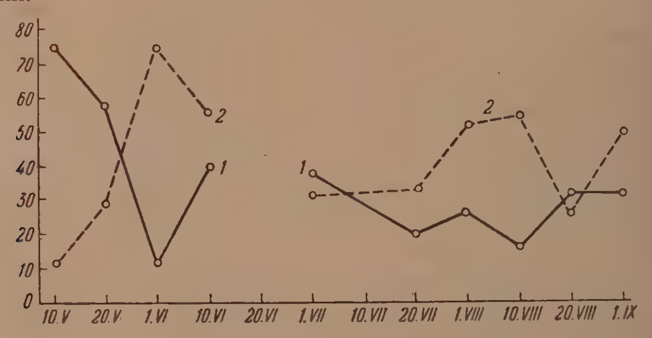


Рис. 5. Соотношение молодых (*1*) и кладущих (*2*) самок в популяции ячменной мушки

В течение всего вегетационного сезона проводилось регулярное, через каждые 10 дней, вскрытие мух, взятых из естественной популяции, и учет их физиологического состояния. Результаты наблюдений приведены на графике (рис. 5), где показано в процентах количество самок со зрелыми яйцами и количество самок, проделывающих первую кладку. Количество самок со зрелыми яйцами меняется, но в течение всего вегетационного сезона всегда имеется некоторый процент кладущих самок. В течение жизни самка может отложить до четырех кладок. Повторность кладок при неодновременности их у отдельных самок создает сплошной поток размножения на всем протяжении сезона от начала вылета. Такой ритм размножения популяции следует назвать непрерывным.

Ввиду длительной жизни отдельной особи (по некоторым данным, до 2 месяцев) на основании одних учетов численности взрослых особей трудно представить динамику численности популяции. Изучение ритмики размножения показывает, что резкие подъемы числа самок со зрелыми яйцами наблюдаются в мае и затем в начале августа и в начале сентября. Эти подъемы связаны с появлением молодых самок, т. е. самок, проделывающих первую кладку.

Происхождение такого непрерывного размножения популяции ячменной мушки связано с особенностями ритмики развития ее кормовых растений из дикорастущих злаков.

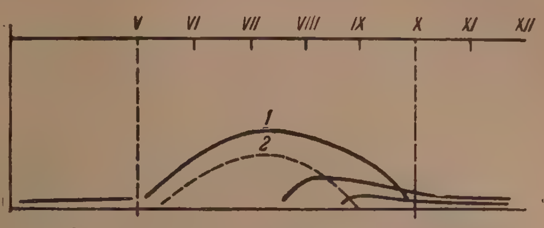


Рис. 6. Ритмика сезонного развития пырея ползучего (по Г. М. Денисовой, 1953)

1 — развитие листовой поверхности у вегетативных побегов, 2 — развитие листовой поверхности у генеративных побегов

Самки ячменной мушки откладывают яйца лишь на молодые стебли злаков, имеющие один-три листа, так как личинки могут питаться только нежными, богатыми питательными веществами тканями точки роста. Для того чтобы самки могли откладывать яйца, необходимо наличие молодых стеблей злаков.

По нашим данным, личинки развиваются в стеблях следующих дикорастущих злаков: Agropyrum repens (Московская, Ворошиловградская, Курская и Курганская области), A. cristatum (Ворошиловградская область), Poa pratensis (Курская область), P. angustifolia (Курская область).

Все приведенные виды, исключая A. cristatum, относятся к луговой исторической свите растений (Зозулин, 1952). Для злаков этой группы характерно отсутствие так называемого летнего периода покоя. На рис. 6 дана ритмика развития пырея ползучего. За период летней вегетации пырей ползучий дает две или даже три генерации вегетативных побегов. Таким образом, в кустах пырея ползучего в течение вегетационного сезона имеются укороченные вегетативные побеги, на которые самки ячменной мушки могут откладывать яйца. Максимум побегообразования у луговых злаков отмечается в весенне-летний и летне-осенний сезоны (Вильямс, 1948; Смелов, 1947). Именно к этим периодам приурочено возрастание числа самок со зрелыми яйцами в популяции ячменной мушки.

Личинки ячменной мушки зимуют внутри стебля злака, где происходило их питание. Для злаков, на которых развивается ячменная мушка, характерно наличие стеблей не только моноциклического, но и озимого типа развития. Это означает, что заложенная весной почка во вторую половину лета дает два-три зеленых листа, которые зимуют в зеленом состоянии. Зимовка личинок ячменной мушки может происходить только в стеблях с подобным ритмом развития. Весной в этом же стебле личинки продолжают свое питание до окукливания.

Таким образом, здесь мы видим тесную согласованность, синхронность, ритмики размножения и развития ячменной мушки и ритма сезонного развития ее кормовых растений. Это указывает на далеко зашедший процесс адаптации фитофага к его кормовым растениям.

Приведенные выше особенности ритмики размножения ячменной мушки обусловливают некоторые черты ее поведения и распределения по биотопам. Рассмотрим некоторые из них.

Давно известна большая повреждаемость ячменной мушкой изреженных и широкорядных посевов. Причина этого явления лежит в особенностях ритмики размножения популяции вредителя. Самки откладывают яйца только на молодые стебли злаков. В естественных луговых ценозах обилие молодых стеблей злаков наблюдается в местах, где происходит

зарастание участков с уничтоженной или вытоптанной дерниной, т. е. там, где травяной покров редок и невысок. В связи с этим в процессе естественного отбора вырабатывается светолюбивость самок.

При изучении стационарного распределения ячменной мушки была отмечена очень высокая численность этого вида на выпасах и по окраинам дорог по сравнению с целинными, нетронутыми участками, причем численность ячменной мушки возрастала на участках с более интенсивным выпасом. Например, при учетах в Центрально-Черноземном заповеднике в 1953 г. в среднем на целинной степи на 100 взмахов сачка вылавливалось 3—5 экз., а на выпасе 20—25 экз. ячменной мушки. Причина этого также лежит в особенностях ритмики ее размножения.

В работах геоботаников, занимающихся изучением влияния выпаса на растительность, отмечается увеличение числа стеблей злаков на единицу площади. Это увеличение идет за счет возрастания числа укороченных вегетативных побегов, которые могут быть использованы для яйцекладки самками ячменной мушки.

Изучение ритмики развития злаков на пастбище показало, что при выпасе процесс кущения усиливается и протекает без перерыва в течение всего вегетационного периода (Денисова, 1953). Наличие постоянного запаса укороченных вегетативных побегов у злаков на выпасах создает благоприятные условия для развития ячменной мушки и привлекает кладущих самок, за счет которых увеличивается численность популяции.

Ячменная мушка относится к той группе вредителей, которые при современных агротехнических условиях не уменьшают численности. Это объясняется образованием вторичных резерваций вредителя на пастбищах, где его численность намного больше, чем в естественных ценозах. Возможность образования вторичных резерваций обусловлена ритмикой размножения ячменной мушки.

Выводы

1. В течение всего вегетационного сезона в популяции ячменной мушки постоянно имеется некоторый процент самок, откладывающих в данный момент яйца, вследствие чего создается сплошной поток размножения.

2. Ритм размножения ячменной мушки согласован с ритмом развития ее кормовых растений из числа дикорастущих злаков.

3. Из дикорастущих злаков в качестве кормовых растений ячменной мушки отмечены *Agropyrum repens*, *A. cristatum*, *Poa pratensis*, *P. angustifolia*.

4. Особенности ритмики размножения ячменной мушки обусловливают светолюбивость этого вида.

5. В связи с особенностями размножения создаются вторичные резервации мушки на пастбищах, что необходимо учитывать при проведении мер борьбы с этим вредителем.

Литература

Вильямс В. Р., 1948. Луговодство и кормовая площадь, Сельхозгиз.

Денисова Г. М., 1953. Побегообразование и ритм сезонного развития луговых растений низовий Северной Двины (дисс.).

Зозулин Г. М., 1952. Взаимоотношение лесной и травянистой растительности в Центрально-Черноземном заповеднике (дисс.).

Кришталь О. П., 1947. Значення дикої рослинності як кормової бази для розмноження шкідливих мух основних злакових культур, Зб. праць Канівськ. біогеогр. заповідника, т. 1, вып. 4, Київ.

Кузина О. С., 1950. Сравнительно-паразитологические и экологические наблюдения над жигалками, Эктопаразиты, вып. 2, М.

Селиванова С. Н., 1951. Экологические особенности шведской мушки, Зоол. журн., т. XXX, вып. 6.

Смелов С. П., 1947. Биологические основы луговодства, Сельхозгиз.

Collin J. E., 1946. The british genera and species of Oscinellinae (Diptera, Chloropidae), Trans. R. Entom. Soc., 97, London.

Roos K., 1938. Beitrag zur Frage sind Oscinella frit L. und O. pusilla Mg. zwei verschiedene Arten, Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 17.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПЕСТРОЙ ДУБОВОЙ ТЛИ (LACHNUS ROBORIS L.) В ЛЕСНЫХ МАССИВАХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ

Л. И. ФОМИЧЕВА

Кафедра зоологии и дарвинизма Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина

Вопросам экологии тлей до настоящего времени уделялось мало внимания. Для большинства видов тлей известны ареалы распространения лишь в самых крупных географических масштабах (например, Западная Европа, Азия, Северная Америка). В последние годы были проведены исследования распределения тлей по различным биотопам в пределах отдельных географических районов УССР (Божко, 1950) и по различным растительным группировкам в разных зонах Азербайджана (Русанова, 1947), но по распределению тлей в пределах отдельных биотопов в литературе нет специальных данных.

Знание закономерностей распределения тлей в пределах отдельных биотопов и выяснение при этом роли различных экологических факторов имеют большое практическое значение. Так, при планировке посадок искусственных древесных и кустарниковых насаждений нужно всегда учитывать возможность заражения растений тлями-дендрофилами, и, исходя из знания условий, способствующих массовому размножению того или другого вида тлей, и требований лесокультур, следует размещать различные породы таким образом, чтобы создать условия, понижающие вредную деятельность этих видов.

Задачей нашего исследования было изучение характера распределения пестрой дубовой тли (Lachnus roboris L.) в лесных массивах степной зоны. Эта тля является одним из наиболее широко распространенных вредителей дуба.

Пределы ее географического распространения на севере нашей страны доходят до Ленинграда (Шапошников, 1950). В Подмосковье этот вид был отмечен еще в 1896 г. (Богданов, 1896). Массовые колонии этого вида были обнаружены на территории Польши (Мордвилко, 1894—1895) и в ряде областей Европейской части нашей страны — Киевской, Ровенской, Сталинградской, Пензенской, Воронежской (Гречкин, 1951). В Воронежской области этот вид был отмечен также Н. А. Васильевой и А. С. Мальцевой (1935). На Кавказе пестрая дубовая тля известна из Азербайджана (Русанова, 1947) и Грузии (Абашидзе, 1951).

Бернер (C. Börner, 1952) в последней сводке отмечает широкое распространение этого вида по всей Средней Европе. В литературе также есть указания на широкое распространение L. roboris L. в Западной Европе (Мордвилко, 1929).

Пестрая дубовая тля повреждает разные виды дуба: Quercus robur (Васильева и Мальцева, 1935; Börner, 1952), Q. cerris (Мордвилко, 1929); Бёрнер отмечал эту тлю на Q. sessilis (Börner, 1952).

Сильное размножение пестрой дубовой тли на отдельных деревьях ведет к истощению растения, к замедлению его роста и развития. Кроме того, некоторые авторы (Гречкин, 1951) считают ее переносчицей бактерий Pseudomonas quercus, вызывающих заболевание дуба поперечным раком. Все это говорит о большой значимости данного вида и о необходимости более детального изучения его биологии.

Наши наблюдения над L. roboris L. проводились в Деркульском опытном лесничестве Института леса АН СССР, а также в байрачных лесах Беловодского района, Во-

рошиловградской области в течение лета 1952—1953 гг.[1]. Исследуемый район находится в зоне недостаточного увлажнения, с неустойчивой зимой и жарким летом. Высота расположения Беловодского района над уровнем моря — 150—200 м. Средняя годовая температура — 6,8°. Господствующие ветры — восточные, нередко несущие с собой суховеи.

Опытные Деркульские лесные полезащитные полосы расположены в плакорной Деркульской степи, которая занимает южный склон Средне-Русской возвышенности (водораздел рр. Дона и Донца). Общая площадь, занимаемая лесополосами,— 547 га. Они были запроектированы В. В. Докучаевым и посажены К. И. Юницким (посадки лесных полос начались в 1893 г. и были закончены в 1905 г.; Зонн, 1953).

Возраст полос в настоящее время — 46—56 лет. Значительная часть деревьев этого возраста вырублена в порядке самовольной рубки. В большинстве полос от них осталась редина с полнотой 0,2—0,3. На месте вырубок сейчас развилась поросль, которая в некоторых полосах образует II ярус с сомкнутостью крон 0,6—0,7 (полосы № 80 и 77), полосы № 8, 56 и некоторые другие полностью порослевого происхождения, с сомкнутостью крон 0,8—0,7.

Лесные полосы в 1 ярусе состоят наполовину из дуба, наполовину из ясеня зеленого и обыкновенного, а также береста. При посадке полос создавались опушки: с востока и юга — четырехрядные (лох, бирючина, жимолость татарская, желтая акация, реже клен татарский, бирючина, акация белая), с севера и запада — однорядные, из лоха.

Байрачные леса станции расположены по балкам правой стороны р. Деркуля. Общая площадь их — 4391 га. Все они порослевого происхождения.

Во всех байрачных лесах основной породой древостоя является дуб, с примесью ясеня обыкновенного и клена остролистного. Из второстепенных пород имеются в древостое берест, липа, вяз, осина. Из подлесочных пород преобладают клен татарский, клен полевой, бересклет бородавчатый, бересклет европейский.

Обследованный нами байрачный лес урочища Долгое занимает площадь в 223 га. Составляющие его породы — III и IV класса по возрасту. Средний состав древостоя по принятой в лесоводстве 10-балльной шкале равен: 6 дуб, 4 ясень, единично липа и остролистный клен. Средняя высота древостоя — 14 м, диаметр стволов — 12 см. Средняя полнота —0,8.

С целью определения зараженности деревьев L. roboris L. проводились неоднократные обследования лесных полос и байрачного леса. Обследованию подвергались в основном нижние ветви дерева примерно на высоте 1,5—2 м от земли (насколько позволяло зрение).

Зараженное дерево фиксировалось даже при наличии хотя бы одной колонии. В лесных полосах обследованию подвергались обе опушки и середина полосы. Мы старались охватить при обследовании как можно больше деревьев.

Обследование байрачного леса происходило по направлению балки в следующих четырех частях склона: опушка леса, приводораздельная часть, пологий склон балки, крутая часть склона балки и притальвежная область. В байрачном лесу обследованию подвергалось каждое третье дерево.

С деревьев, наиболее сильно зараженных тлями, неоднократно брались пробы, из которых в лаборатории приготовлялись препараты для последующего морфологического изучения.

По нашим наблюдениям, L. roboris L. обитает чаще всего на побегах 2—4-го года, хотя ее можно встретить нередко и на более старых ветвях. В исследуемом районе эта тля попадалась в течение всего лета в 1952 и 1953 гг. многочисленными колониями в сожительстве с муравьями Formica pratensis и Lasius alienus. Как нами было подмечено, наиболее многочисленны колонии этой тли на дубках в возрасте 10—15 лет и старше. На молодых дубках в возрасте 2—6 лет этот вид нами обнаружен не был.

Первые многочисленные колонии L. roboris L. в условиях Беловодского района были найдены в начале мая. Так, в 1953 г. в колониях, собранных 5—6 мая, было насчитано по 30—40 особей. Расселение этого вида происходит в первых поколениях, когда часть партеногенетических самок имеет крылья. Первые крылатые партеногенетические самки в 1953 г. нами были найдены 7—8 июня. Половое поколение у L. roboris L. появляется в различных географических местностях в разное время. Так, в условиях Подмосковья (Гречкин, 1951) половые особи появляются уже в конце августа, а в условиях Ворошиловградской области, по нашим наблюдениям,— в середине октября.

---

[1] Работа проведена под руководством М. С. Гилярова.

Результаты обследований некоторых лесных полос представлены в табл. 1. Из таблицы видно, что наибольший процент зараженных деревьев приходится на опушки лесных полос, наименьший — на середину полосы. Следует отметить, что в середине полосы тли L. roboris L. встречаются только на деревьях, находящихся в условиях достаточного освещения, в наиболее разреженных местах. Из этой же таблицы видно, что деревья, зараженные L. roboris L., в середине полос были зафиксированы только в полосах № 80 и 77, причем только в тех местах, где древостой изрежен и сомкнутость крон равна всего лишь 0,3, что дает возможность свету проникать в глубину середины полосы.

Таблица 1

Зараженность дуба (Quercus robur) тлями L. roboris L. в лесных полосах Деркульского опытного лесничества (лето 1952 г.)

Время обследования	Полоса № 77			Полоса № 80			Полоса № 56			Полоса № 8		
	южная опушка	северная опушка	середина полосы	южная опушка	северная опушка	середина полосы	южная опушка	северная опушка	середина полосы	южная опушка	северная опушка	середина полосы
Июль	2*/49	2/51	6/32	10/29	0/19	4/49	16/6	0	0/13	0/2	2/57	0/24
Август	11/45	9/31	0/30	42/21	0/20	6/32	16/6	—	0/10	0/2	22/48	0/25
Сентябрь	10/47	16/48	0/35	18/22	10/19	0/45	16/6	—	0/10	0/2	23/51	0/25

* В числителе — процент заражения, в знаменателе — общее число просмотренных деревьев.

При обследовании байрачного леса урочища Долгое удалось установить, что тли L. roboris L. наиболее сильно заражают дуб на опушках леса. По мере углубления в лес и по мере увеличения сомкнутости крон численность этого вида значительно падает, о чем говорит общее снижение процента зараженных деревьев (табл. 2). Было подмечено, что при сомкнутости крон 0,2—0,4 тля L. roboris L. еще обитает в нижних участках кроны, но при значительном затенении (0,8—0,9) она, как правило, не встречается.

Таблица 2

Зараженность дуба (Quercus robur) тлями L. roboris L. в различных участках балки байрачного леса урочища Долгое (2—10 июля 1953 г.)

Линия обследования	Число деревьев		% заражения	Сомкнутость крон
	незараженных	зараженных		
Южная опушка	44	60	57	0
Пологий склон оврага	37	11	24	0,3—0,4
Крутой „ „	30	3	10	0,4—0,5
Притальвежная область	35	—	0	0,8—0,9

Исходя из фактов приуроченности данного вида к освещенным участкам, было сделано предположение о концентрации тлей L. roboris L. в верхних участках крон деревьев, находящихся в древостое с сомкнутостью крон 0,8—0,9. Для проверки этого предположения были выбраны три модельных дерева, кроны которых были тщательно исследованы (табл. 3).

Таблица 3

Обследование модельных деревьев дуба (Quercus robur) на зараженность тлями L. roboris L. в разных участках крон

(Северный склон балки байрачного леса урочища Долгое. Сомкнутость крон—0,8—0,9, 8—13 июля 1953 г.)

№ модельного дерева	Высота от земли в м	Общее число просмотренных побегов	Из них с тлями		Общее число найденных тлей	Средн. число тлей на 1 побег
			абс.	%		
1	3,0	27	2	7	2	1,0
	5,5	35	—	—	—	—
	8,5	50	7	14	19	2,7
	10,0	41	13	32	109	8,0
2	3,5	35	—	—	—	—
	7,0	28	5	48	11	2,5
	9,5	25	9	36	122	15,0
3	3,0	28	—	—	—	—
	6,0	38	3	8	4	1,0
	9,0	40	12	30	85	7,0

У этих деревьев нижние ветви крон на высоте 3—3,5 м от земли находились в условиях наибольшего затенения. Наиболее освещенными были самые верхние участки крон на высоте 9, 9,5 и 10 м. Модельное дерево № 1 было срублено, и крона его тщательно обследована (просматривались побеги 1—4-го года, на которых чаще всего сидят тли этого вида). С модельных деревьев № 2 и 3 брались пробы (топором обрубались ветви) в разных участках кроны. Взятые ветви клались на клеенку и тщательно просматривались.

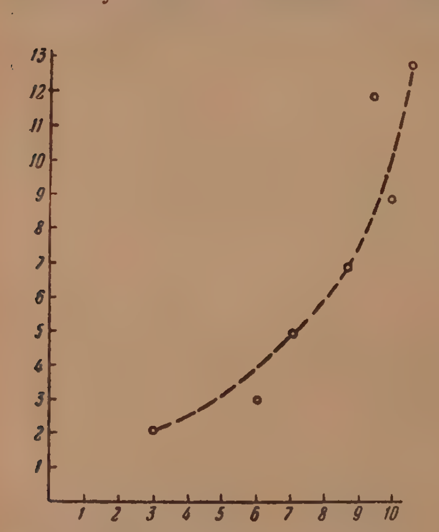


Рис. 1. Распределение тлей L. roboris L. на разных высотах в кронах деревьев (Quercus robur), находящихся в составе древостоя с сомкнутостью крон 0,8—0,9

По оси ординат — число побегов с тлями L. roboris L., по оси абсцисс — высота обследованного яруса крон деревьев

Как видно из табл. 3, сильнее всего пестрой дубовой тлей заражены верхние участки кроны, находящиеся в условиях наибольшего освещения. На нижних ветвях, находящихся в условиях наибольшего затенения, тли L. roboris L. не обитают.

Сравнивая результаты обследований нижних, затененных, ветвей и верхних, хорошо освещенных, можно отметить, что степень освещенности обитаемых ветвей дуба влияет не только на количество колоний L. roboris L., но и на их численность (рис. 1).

Для проверки положения о роли освещения в вертикальном распределении тлей L. roboris L. были обследованы еще два модельных дерева дуба на южной опушке леса. Юго-восточные секторы крон этих деревьев хорошо освещались солнцем, северо-западные со стороны леса затенялись соседними деревьями.

На этих деревьях были взяты пробы с трех высот из каждого сектора (3, 5—6 и 10—12 м), а также с пристволыных веток, находящихся в тени, создаваемой кроной самого дерева. В юго-восточном секторе тли L. roboris L. были обнаружены во всех трех пробах, на пристволыных побегах тли найдены не были, а в северо-западном секторе они встречались только единично.

Таким образом, и при этом обследовании еще раз подтвердилась зависимость распределения тлей L. roboris L. от освещения.

Все наши наблюдения и учеты показывают, что массовые колонии тлей L. roboris L. приурочены к наиболее сильно освещаемым участкам крон деревьев. Поэтому сильнее всего этой тлей поражаются одиночно стоящие дубы и дубы, растущие на опушках, где половина сектора крон значительно освещена (рис. 2).



Рис. 2. Схема распределения тлей L. roboris L. в кронах деревьев дуба в байрачном лесу в зависимости от освещения

1 — участки крон с массовыми колониями L. roboris L., *2* — участки крон, свободные от колоний L. roboris L.

В целях предупреждения массового заражения деревьев дуба тлей L. roboris L. следует при планировке искусственных насаждений по возможности заменять на опушках дубы другими породами.

Концентрация очагов тлей L. roboris L. на опушках взрослых лесных полос и массивов дает возможность в борьбе с ними применять химический метод, используя наземную аппаратуру.

Литература

Богданов Е. А., 1896. Тли, встречающиеся в Петровском-Разумовском, Изв. Московск. с.-х. ин-та.

Божко М. П., 1950. К фауне тлей Одесской области, Тр. Н.-иссл. ин-та биол. Харьковск. гос. ун та, т. 14.— 1950а. К фауне тлей Харьковской и Сумской областей, там же, т. 15.

Васильева Н. А. и Мальцева А. С., 1935. Тли окрестностей Воронежа и степей Хреновской и Каменской, Тр. Воронежск. гос. ун-та, т. VIII, вып. 3.

Гречкин В. П., 1951. Очерки по биологии вредителей леса, изд. МОИП, М.

Зонн С. В., 1953. Краткий очерк истории создания лесных насаждений Деркульской опытной станции по полезащитному лесоразведению, Тр. Ин-та леса АН СССР, т. XII.

Мордвилко А. К., 1894—1895. К фауне и анатомии сем. Aphididae Привислянского края, Лабор. зоол. каб. Варшавск. ун-та, Изв. Варшавск. ун-та.— 1929. Кормовые растения тлей СССР и сопредельных стран, Тр. по прикладн. энтомол. Гос. ин-та опыт. агрономии, вып. XIV.

Русанова В. Н., 1947. Афидокомплексы растительных группировок Азербайджана, Тр. Зоол. ин-та АН Азербайджанск. ССР, т. XII.

Шапошников П. Х., 1950. Тли, Определитель насекомых, повреждающих деревья и кустарники полезащитных полос, под ред. Г. Я. Бей-Биенко, Изд-во АН СССР.

Börner C., 1952. Europae centralis Aphides. Die Blättläuse Mitteleuropas, Weimar.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

К БИОЛОГИИ ALLODERMANYSSUS SANGUINEUS HIRST.

Г. И. ВОЛЧАНЕЦКАЯ и Р. И. КИСЕЛЕВ

Харьковский научно-исследовательский институт
вакцин и сывороток им. Мечникова

За последние годы советскими исследователями (Жданов с сотрудниками, 1950; Кулагин, 1952; Киселев, 1952) описано новое своеобразное заболевание, названное везикулезным, или оспоподобным, риккетсиозом.

В 1950 г. С. М. Кулагиным были выделены риккетсии от клещей Allodermanyssus sanguineus Hirst. В 1951 г. сотрудниками вирусного отдела Харьковского научно-исследовательского института им. Мечникова М. И. Леви, Р. И. Киселевым, Г. И. Чуевой и Л. Н. Кисляковой были выделены риккетсии оспоподобного риккетсиоза от домовых мышей (Mus musculus L.), отловленных в квартирах больных, и от того же вида клещей, снятых с этих мышей.

Наличие первичного эффекта на кожных покровах больных, а также выделение риккетсий от домовых мышей и клещей Allodermanyssus sanguineus позволили высказать предположение о распространении инфекции среди грызунов и передаче ее от грызунов человеку при укусе этого вида клеща.

Клещ Allodermanyssus sanguineus относится к семейству Dermanyssidae. А. А. Земская (1951) разбивает это семейство на три подсемейства: Dermanyssinae, Bdellonyssinae и Liponyssinae,— и относит Allodermanyssus sanguineus к первому подсемейству. Границы ареала данного вида клеща неясны. У А. А. Земской (1951) мы находим сведения о его распространении в Армении, на Украине и в Таджикистане. За пределами СССР он отмечен в Египте и Северной Америке. Клещ Allodermanyssus sanguineus обитает в норах грызунов и питается их кровью. Обычен на домовых мышах, встречается также на крысах (Rattus norvegicus L.), серых хомячках (Cricetulus migratorius Pall.) и лесных мышах (Apodemus silvaticus L.). Описание морфологических отличий различных стадий клеща дано А. А. Земской (1951). Биология Allodermanyssus sanguineus изучена слабо. Имеются отрывочные данные, касающиеся биологии клеща, в работах американских авторов (Heubner, Jellison a. Pomerantz, 1946; Greenberg, Pellitteri a. Jellison, 1947), а также исследования сотрудников вирусного отдела Харьковского научно-исследовательского института им. Мечникова — М. И. Леви и Л. Н. Кисляковой.

Занимаясь разработкой эпидемиологии оспоподобного риккетсиоза и методов борьбы с ним, а также вопросом о механизме передачи заболевания, мы получили некоторые новые данные по размножению и питанию этого клеща. Все клещи были добыты с домовых мышей, отловленных в городе в апреле и мае 1953 г. На этих клещах изучалось питание и размножение, а полный жизненный цикл клеща был прослежен на потомстве, полученном от шести самок.

Клещей мы содержали в увлажненных пробирках по методике, пред-

ложенной впервые А. И. Щуренковой (1936), видоизмененной Е. Н. Нельзиной (1951) и несколько измененной нами. В обычную химическую пробирку (рис. 1) наливали дестиллированную воду, примерно 4 мл. До уровня воды вставляли ватный тампон, на него насыпали слой чистого песка, затем накладывали небольшой слой ваты и на вату — кружочки фильтровальной бумаги. В пробирку вкладывали также полоску фильтровальной бумаги, облегчающую передвижение клещей и служащую для откладки яиц. Пробирка закрывалась плотной ватной пробкой, обернутой мягкой черной тканью. На такой пробке хорошо видны клещи, яйца, личинки и шкурки линяющих нимф. Наблюдения над клещами велись при температуре 25—28°.

Для кормления клещей использовались белые мыши и морские свинки. Клещи охотно пьют кровь тех и других, но морские свинки удобнее для опытов, так как одновременно можно кормить нескольких клещей. Техника кормления была такова: животное плотно фиксировали на металлическом станочке брюшком кверху, часть брюшка при помощи ножниц и бритвы освобождали от шерсти и переносили клещей мягкой кисточкой из пробирок на оголенный участок брюшка. Часто клещ не сразу начинает сосать кровь и двигается так быстро, что может легко скрыться в шерсти. Чтобы предотвратить это, мы пользовались стеклянным цилиндром, который накладывали на оголенный участок.

В своем развитии клещ Allodermanyssus sanguineus, как и другие гамазоидные клещи, проходит следующие фазы: яйцо — личинка — протонимфа — дейтонимфа — имаго.

Рис. 1. Пробирка для содержания клещей

1 — пробка с черной тканью, 2 — фильтровальная бумага, 3 — вата, 4 — песок, 5 — вода

Я й ц о. По нашим наблюдениям, самки откладывают яйца после одного-двух-трех кровососаний (табл. 1). Яйца обычно откладываются на пробке пробирки и редко на фильтровальной бумаге. При помощи смазки, выделяемой в момент откладки, яйца крепко приклеиваются к субстрату. Некоторые самки откладывали яйца в течение только 1 дня (№ 3, 18), другие — в течение 2 (№ 1, 15) и 3 дней (№ 17, 19).

В дальнейшей работе на большом количестве клещей (28 самок), собранных в сентябре 1953 г., мы отметили гонотрофический ритм почти у всех самок. Повидимому, это явление, столь характерное для многих периодически питающихся кровососов, присуще и этому виду клеща.

Таблица 1

Питание самок и яйцекладка

№ клеща	Время сбора (1953 г.)	Кормление в лаборатории			Яйцекладка	Колич. отложенных яиц
		первое	второе	третье		
1	24.IV	30.IV	11.V	—	15.V, 18.V	15
3	23.IV	5.V	13.V	—	5.VI	3
15	22.V	8.VI	20.VI	25.VI	1-я 13.VI, 15.VI; 2-я 29.VI, 30.VI	7
17	22.V	8.VI	19.VI	—	23.VI, 24.VI, 25.VI	8
18	28.V	11.VI	—	—	15.VI	7
19	21.V	12.VI	—	—	16.VI, 17.VI, 18.VI	9

Кладка не имеет правильного характера: яйца могут располагаться поодиночке и группами по 2—3 шт. Яйцо имеет овальную форму, длина его в среднем — 0,35 мм, ширина — 0,20 мм. Оболочка бесцветна.

Эмбриональное развитие, по нашим наблюдениям, при температуре 25—28° заканчивается в 3—4 дня, но часть личинок вылуплялась в более короткий или в более продолжительный срок (рис. 2).

Личинка. Вылупившаяся из яйца личинка малоподвижна. В течение 2 суток она остается около оболочки покинутого ею яйца. В отличие от последующих фаз личинка имеет три пары конечностей, мягкие покровы и не питается. Обычно через 2—3 суток личинки линяют в следующую фазу — протонимфу.

Протонимфа. В отличие от личинки протонимфа подвижна. Питается протонимфа один раз — по нашим наблюдениям, спустя 5 дней после линьки, но мы накармливали протонимф и спустя 12 дней. Линяют протонимфы через 6 дней после кровососания. Две из четырех протонимф, добытых с грызунов, были накормлены на 22-й и две — на 23-й день после поступления в лабораторию; три из них перелиняли спустя 5 дней, четвертая — спустя 8 дней после кровососания.

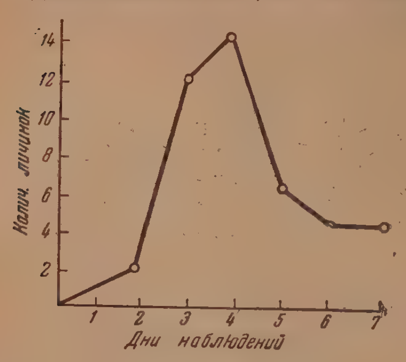


Рис. 2. Сроки выплода личинок клеща Allodermanyssus sanguineus Hirst.

Присасываются голодные протонимфы быстро — через 1—2 мин. и насыщаются за 2—4 мин. Напитавшиеся протонимфы стремятся покинуть хозяина, помещенные же в пробирку — поднимаются вверх и остаются сидеть на пробке.

Дейтонимфа. Голодная дейтонимфа, так же как протонимфа, подвижна, а сытая малоподвижна. Питается дейтонимфа также один раз, но в одном случае (дейтонимфа клеща № 3) имели место два кровососания — одно спустя 8 дней после линьки и второе спустя 4 дня после первого кровососания. В первом случае дейтонимфа питалась в течение 2 мин., во втором — в течение 5 мин. Линька у этого клеща наступила через 6 дней после второго кровососания.

Обычно мы начинали кормить дейтонимф через 10—11 дней после линьки, и всегда в эти сроки они быстро насыщались. Одну дейтонимфу (клеща № 19) мы попробовали накормить на 29-й день после линьки, и нам это удалось. Клещ присосался через 5 мин. и питался в течение 6 мин. Многих дейтонимф мы кормили на 20—22—23-й день после поступления в лабораторию.

Таким образом, клещи на этой стадии могут обходиться без пищи довольно долгое время.

Помещенные на животное (морскую свинку, белую или домовую мышь) дейтонимфы присасываются или сразу, или через несколько (3—12) минут. Насыщаются же чаще всего за 4—6 мин., но некоторые дейтонимфы заканчивали питание через более продолжительное время — 12—13 мин.

Дейтонимфы обычно линяют в имагинальную стадию через 5—6 дней после кровососания, но часть дейтонимф, бывших под нашим наблюдением, перелиняла через 8 и 10 дней.

Имаго. Клещи этой стадии приступают к первому кровососанию спустя 6—12 дней после линьки из стадии дейтонимфы. Последующие сроки питания, по нашим наблюдениям, удлиняются. Так, второе кровососание было отмечено через 16—25 дней после первого, а третье — спустя 18—29 дней после второго.

Клещей, добытых в имагинальной стадии, мы кормили в разные сроки — от 8-го до 43-го дня. В отличие от дейтонимф клещи имагинальной стадии до начала питания находятся на животном более продолжительное время — чаще всего от 18 до 40 мин.; для некоторых клещей начало кровососания было отмечено через 1 час, 2—3 часа и 4 часа 15 мин.

Насыщаются взрослые клещи за более продолжительное время, чем протонимфы и дейтонимфы. Бóльшая часть клещей насыщалась за 10—15 мин., некоторые же — за 30—40—60 мин. и более. Взрослые клещи могут обходиться без пищи долгое время. Так, некоторые из содержащихся в нашей лаборатории клещей не питаются уже 3 месяца и 20 дней.

В заключение приводим протокольные записи, отражающие жизненный цикл клеща (табл. 2).

Таблица 2

Жизненный цикл клеща Allodermanyssus sanguineus

Показатели	Клещ № 3	Клещ № 17	Клещ № 19
	Дата		
Последнее кровососание взрослой самки	23.VI	19.VI	12.VI
Яйцекладка	5.VI	22.VI, 23.VI, 24.VI, 25.VI	16.VI, 17.VI 18.VI
Вылупление личинок	10.VI	25.VI, 26.VI, 27.VI, 29.VI	22.VI, 23.VI
Линька личинки в протонимфу	12.VI	28.VI, 30.VI 1.VII	24.VI, 25.VI
Кровососание протонимфы	15.VI	6.VII	27.VI
Линька протонимфы в дейтонимфу	19.VI	11.VII	2.VII
Первое кровососание дейтонимфы	27.VI	17.VII	7.VII
Второе " "	1.VII	—	—
Линька дейтонимфы в имаго	6.VII	22.VII	18.VII
Первое кровососание имаго	13.VII	29.VII	29.VII
Второе " "	1.VIII	—	11.VIII

Литература

Брегетова Н. Г., 1952. Сбор и изучение гамазовых клещей, Изд-во АН СССР.

Жданов В. М., Коренблит Р. С., Лаврушина Т. Т., Киселев Р. И., 1950. Этиология и эпидемиология эндемического риккетсиоза, Врачебн. дело, № 10.

Здродовский П. Ф. и Голиневич Е. М., 1953. Учение о риккетсиях и риккетсиозах.

Земская А. А., 1951. Морфология, развитие и систематика паразитических клещей семейства Dermanyssidae (дисс.), НИИЗ МГУ.— 1951а. Биология и развитие куриного клеща Dermanyssus gallinae, Зоол. журн., т. XXX, вып. 1.

Киселев Р. И., 1952. Этиология и эпидемиология оспоподобного риккетсиоза (автореф. дисс.).

Кулагин С. М., 1952. Характеристика эндемического риккетсиоза, ЖМЭИ, № 12.

Кулагин С. М. и Земская А. А., 1953. Гамазоидный клещ Allodermanyssus sanguineus как переносчик везикулезного риккетсиоза, Вопросы краев., общ. эксперимент. паразитол. и мед. зоол. под редакцией Е. Н. Павловского.

Леви М. И., Киселев Р. И., Чуева Г. И., Кислякова Л. Н., 1954. К эпидемиологии осподобного риккетсиоза, Сб. тр. Харьк. ин-та вакцин и сывороток (ХНИИВС) им. Мечникова, т. XX.

Леви М. И., Кислякова Л. Н., 1954. Биологические особенности некоторых гамазоидных клещей в связи с их возможным эпидемиологическим значением, Сб. тр. ХНИИВС им. Мечникова, т. XX.

Нельзина Е. Н., 1951. Крысиный клещ, Изд-во АМН СССР.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

СЛЕПНИ ОМСКОЙ ОБЛАСТИ

В. И. АЛИФАНОВ

Омская областная противотуляремийная станция

Работа по систематическому изучению фауны слепней Омской области была начата в 1948 г. и затем продолжена в 1950—1952 гг. Сборы слепней проводились в окрестностях 68 населенных пунктов (16 районов) на территории всех пяти ландшафтных подзон области. За указанный период со-

Таблица 1

Видовой состав и сроки лёта слепней по сборам 1948 и 1950—1952 гг.

№ п/п	Виды слепней	Колич. отловленных слепней		Дата отлова		Продолжительность лёта в днях
		абс.	%	первого	последнего	
1	Tabanus miki Br.	840	4,9	6.VII	20.VIII	43
2	T. bromius L.	209	1,2	11.VI	30.VII	50
3	T. bovinus L.	183	1,04	26.VI	31.VII	36
4	T. glaucopis Mg.	75	0,43	13.VII	20.VIII	37
5	T. autumnalis L.	13	0,08	26.VI	10.VIII	46
6	T. maculicornis Ztt.	12	0,07	9.VII	17.VII	—
7	T. solstitialis Schin.	3603	20,78	20.V	14.VIII	87
8	T. montanus Mg.	1100	6,34	30.V	14.VIII	77
9	T. confinis Ztt.	1041	6,0	19.V	30.VII	72
10	T. tropicus Pz.	760	4,26	2.VI	9.VII	38
11	T. nigricornis Ztt.	514	2,96	6.VI	31.VII	56
12	T. fulvicornis Mg.	221	1,27	11.VI	12.VIII	63
13	T. luridus Flln.	62	0,35	24.V	22.VI	30
14	T. mühlfeldi Br.	47	0,28	21.VI	30.VII	40
15	T. nigrivitta N. Ols.	12	0,07	21.VI	30.VII	40
16	T. lapponicus Wahlb.	7	0,04	8.VII	22.VII	—
17	T. sareptanus Szil.	2	0,01	21.VI	19.VII	29
18	T. borealis Lw.	2	0,01	12.VII	31.VII	—
19	T. distinguendus Verr.	1	0,005	22.VII	—	—
20	T. tarandinus L.	1	0,005	14.VII	—	—
21	T. rusticus L.	2333	13,44	1.VII	27.VIII	58
22	T. fulvus Mg.	220	1,27	1.VII	14.VIII	46
23	T. pallitarsis N. Ols.	1	0,005	6.VII	—	—
24	Chrysozona pluvialis L.	5586	32,21	21.VI	10.VIII	51
25	Ch. hispanica Szil.	35	0,20	21.VI	10.VIII	51
26	Heptatoma pellucens F.	1	0,005	9.VII	—	—
27	Chrysops relictus Mg.	311	1,90	14.VII	10.VIII	26
28	Ch. caecutiens L.	102	0,60	8.VII	21.VII	—
29	Ch. divaricatus Lw.	44	0,25	21.VI	21.VII	31
30	Ch. nigripes Ztt.	4	0,02	10.VII	21.VII	—
	Итого по области	17342	100	19.V	27.VIII	99

брано 17 342 экз. слепней. Определение видового состава слепней в сборах 1948 г. проводилось Н. Г. Олсуфьевым. Сборы последующих лет определены автором, причем для контроля образцы всех видов слепней направлялись Н. Г. Олсуфьеву.

Итоговые данные результатов обработки массовых сборов слепней отражены в табл 1.

Из материалов табл. 1 видно, что всего нами обнаружено 30 видов слепней, относящихся к четырем родам.

Несмотря на проведение массовых сборов в течение 4 лет, нами до сих пор еще не зарегистрированы следующие виды слепней, отмеченные в литературе для Омской области: Tabanus sabuletorum Lw. (сборы Игнатова, 1899 г.), T. sudeticus Zell. (сборы Zichy, 1901 г.) и T. plebejus Flln. (сборы Лепешкина).

Наряду с этим выявлены четыре вида, которые для территории Омской области мы отмечаем впервые: T. borealis Lw., T. luridus Flln., T. pallitarsis N. Ols., Heptatoma pellucens F.

Весьма обычными видами для области являются: T. solstitialis Schin., T. rusticus L. и Chrysozona pluvialis L.

Обычные виды: T. miki Br., T. montanus Mg., T. confinis Ztt., T. tropicus Pz., T. nigricornis Ztt.

Малочисленные виды: T. bromius L., T. bovinus L., T. fulvicornis Mg., T. fulvus Mg., Chrysops relictus Mg.

К редким видам необходимо отнести следующих представителей слепней: T. glaucopis Mg., T. autumnalis L., T. luridus Flln., T. mühlfeldi Br., T. nigrivitta N. Ols., T. lapponicus Wahlb., T. sareptanus Szil., T. borealis Lw., T. distinguendus Verr., T. tarandinus L., T. pallitarsis N. Ols., T. maculicornis Ztt., Chrysozona hispanica Szil., Chrysops divaricatus Lw., Ch. nigripes Ztt., Ch. caecutiens L., Heptatoma pellucens F.

Как по богатству видов, так и по количеству особей основная масса слепней сосредоточена в таежной лесной полосе области, т. е. в зоне наиболее вероятного в наших условиях проявления природных очагов туляремии (табл. 2).

Таблица 2

Распределение слепней по ландшафтным подзонам области

№ п/п	Ландшафтные подзоны области	Число видов слепней	Колич. отловленных слепней	
			абс.	%
1	Урмано-болотная подзона тайги	24	3888	22,42
2	Переходная подзона вторичных осиново-березовых лесов	26	9331	53,82
3	Северная лесостепь	18	4017	23,21
4	Южная »	7	13	0,007
5	Степная зона	4	93	0,54
	Всего по области	30	17342	100

Проведенная работа дает возможность установить не только распределение видового состава слепней по ландшафтным подзонам области, но и ареалы их массового размножения (табл. 3), что имеет определенное практическое значение.

Изучение сезонной динамики численности слепней (табл. 4) по материалам 159 учетных сборов показало, что численность слепней, появляю-

Таблица 3

Распределение видового состава слепней по ландшафтным подзонам области (в %)

№ п/п	Вид слепней	Ландшафтные подзоны области				
		урманно-болотная	переходная	северная лесостепь	южная лесостепь	степная
1	Tabanus miki Br.	3,6	7,5	—	15,3	—
2	T. bromius L.	0,3	0,8	2,9	7,7	—
3	T. bovinus L.	0,9	0,8	1,6	15,4	—
4	T. glaucopis Mg.	0,1	0,7	—	—	—
5	T. autumnalis L.	0,06	0,07	0,1	—	—
6	T. maculicornis Ztt.	0,06	0,1	—	—	—
7	T. solstitialis Schin.	11,50	15,1	41,8	38,5	87,1
8	T. montanus Mg.	12,43	5,91	1,8	7,7	—
9	T. confinis Ztt.	10,2	6,9	0,1	—	—
10	T. tropicus Pz.	0,03	7,9	0,3	—	—
11	T. nigricornis Ztt.	0,6	5,3	0,1	—	—
12	T. fulvicornis Mg.	0,6	1,5	1,3	—	9,6
13	T. luridus Flln.	1,2	0,1	0,02	—	—
14	T. mühlfeldi Br.	—	—	1,2	—	—
15	T. nigrivitta N. Ols.	—	—	0,3	—	—
16	T. lapponicus Wahlb.	0,7	0,6	—	—	—
17	T. sareptanus Szil.	—	0,01	0,02	—	—
18	T. borealis Lw.	0,06	—	—	—	—
19	T. distinguendus Verr.	—	0,01	—	—	—
20	T. tarandinus L.	—	0,01	—	—	—
21	T. rusticus L.	7,8	3,4	42,5	—	1,1
22	T. fulvus Mg.	2,4	1,2	0,23	—	—
23	T. pallitarsis N. Ols.	—	0,01	—	—	—
24	Chrysozona pluvialis L.	44,2	39,5	4,6	7,7	—
25	Ch. hispanica Szill.	0,2	0,2	0,23	—	2,2
26	Heptatoma pellucens F.	0,3	—	—	—	—
27	Chrysops relictus Mg.	3,1	1,9	—	7,7	—
28	Ch. caecutiens L.	0,5	0,9	—	—	—
29	Ch.divaricatus Lw.	0,03	0,07	0,9	—	—
30	Ch. nigripes Ztt.	0,03	0,05	—	—	—

щихся со второй декады мая, постепенно нарастает и достигает своего максимума во второй и третьей декадах июля, после чего к началу августа резко падает; к концу августа лёт слепней, как правило, прекращается.

Таблица 4

Сезонная динамика численности слепней

Месяц	V		VI			VII			VIII		
Декада	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я
Число слепней в %	0,01	2,8	3,7	—	9,1	15,1	27,035	39,2	1,43	0,72	0,005

Наиболее активный лёт слепней наблюдается в жаркие часы дня — с 11 до 16 час. Самый ранний лёт в июле отмечен в 6 час. и самый поздний — в 21 час.

В заключение необходимо привести результаты наблюдений по видовому составу слепней, нападающих на человека. Работа проводилась в течение 1951—1952 гг. в четырех ландшафтных подзонах области, на террито-

рии 10 районов, в окрестностях 19 населенных пунктов. Отлов слепней мы вели на себе в различных биотопах в жаркие часы дня, при обязательном отсутствии поблизости сельскохозяйственных животных. Всего было собрано 885 экз. слепней, представленных 21 видом (табл. 5).

Таблица 5

Видовой состав слепней, нападающих на человека

№ п/п	Виды слепней	Колич. слепней	
		абс.	%
1	Chrysozona pluvialis L.	281	31,76
2	Tabanus solstitialis Schin.	117	13,23
3	Chrysops relictus Mg.	100	11,30
4	Tabanus montanus Mg.	95	10,74
5	T. confinis Ztt.	71	8,02
6	T. tropicus Pz.	70	7,02
7	T. nigricornis Ztt.	44	4,97
8	T. fulvus Mg.	25	2,82
9	T. bromius L.	22	2,47
10	Chrysops caecutiens L.	18	2,03
11	Tabanus miki Br.	9	1,00
12	T. bovinus L.	8	0,90
13	T. rusticus L.	7	0,79
14	T. glaucopis Mg.	5	0,56
15	T. fulvicornis Mg.	4	0,45
16	T. luridus Flln.	3	0,33
17	Chrysops nigripes Ztt.	2	0,22
18	Chrysozona hispanica Szil.	1	0,11
19	Chrysops divaricatus Lw.	1	0,11
20	Tabanus tarandinus L.	1	0,11
21	T. mühlfeldi Br.	1	0,11
	Итого	885	100,0

Личные наблюдения показали, что вблизи водоемов, особенно в лесной полосе области, наиболее активно и назойливо нападают на человека Chrysozona pluvialis L., Chrysops relictus Mg., T. solstitialis Schin.

Крупные виды слепней, как, например, T. solstitialis Schin, T. montanus Mg., T. confinis Ztt. и т. п., главным образом нападают на нижние отделы тела человека — ноги, в то время как мелкие виды — Chrysozona pluvialis L., Ch. relictus Mg. и т. п.,— как правило, нападают на верхние отделы — грудь, шею, лицо и руки.

Необходимо отметить, что не все слепни, севшие на человека, активно стремятся нанести укусы, что особенно относится к крупным видам слепней. В этом отношении опять-таки резко выделяются Chrysozona pluvialis L. и Chrysops relictus Mg., 100% которых активно наносят укусы.

Большое значение в вопросах изучения активности нападения слепней на человека имеют место наблюдения и погода. В тайге, вблизи водоемов, Chrysozona pluvialis L. буквально тучами нападают на человека. Наоборот, на открытых, степных участках, даже при благоприятной погоде, активность нападения слепней на человека резко снижается.

Ряд видов слепней, указанных в табл. 5, согласно литературным данным,— доказанные переносчики возбудителя туляремии. Вместе с тем эти виды имеют значительный удельный вес в общих сборах слепней по области. Сказанное делает очевидной необходимость более детального изучения этих видов.

Выводы

1. Из ранее отмеченных для Западной Сибири 49 видов слепней (Олсуфьев, 1936) в Омской области имеется 30 видов, в том числе четыре вида отмечаются нами для области впервые.

2. Лёт слепней продолжается 99—105 дней (19 мая — 27 августа — 5 сентября); пик численности — во второй и третьей декадах июля.

3. На человека нападает 21 вид слепней, но чаще всего три вида: Chrysozona pluvialis L., Chrysops relictus Mg. и Tabanus solstitialis Schin.

Литература

Исаков Ю. А. и Сазонова О. Н., 1946. О некоторых закономерностях трансмиссивных вспышек туляремии в Западной Сибири, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, вып. 1.

Карпов С. П., Попов В. М., Купрессова О. К., Аржаева В. И., Повалишина Т. П., 1945. Эпидемиология одной вспышки туляремии, Сб. «Эпидемиол. и паразитол. инфекций», Томск.

Карпов С. П., Попов В. М., Слинкина А. Г., 1945. Кровососущие двукрылые насекомые как переносчики туляремии в природных условиях Западной Сибири, Сб. «Эпидемиол. и паразитол. инфекций», Томск.

Комарова А. Ф., 1945. Эпидемиология туляремии в Томской области. Сб. «Эпидемиол. и паразитол. инфекций», Томск.

Лавров С. Д., 1927. Материалы к изучению энтомофауны окрестностей Омска, Тр. Сибирск. ин-та сельск. хоз-ва и лесоводства, т. 8, вып. 3.

Олсуфьев Н. Г., 1936. Материалы по фауне слепней Западной Сибири, Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, т. VI.— 1937. Насекомые двукрылые. Слепни. (Tabanidae), Фауна СССР, изд. ЗИН АН СССР, т. VII, вып. 2.— 1949. О слепнях, распространенных в северной части Барабинской лесостепи, и некоторые способы борьбы с ними, Вопросы краев., общ. и эксперим. паразитол., т. VI.

Олсуфьев Н. Г. и Голов Д. А., 1936. Роль слепней в передаче и хранении туляремии, в кн. «Патогенные животные», т. 2.

Павловский Е. Н., 1948. Руководство по паразитологии человека, т. 2.

Сазонова О. Л., 1949. О слепнях (Tabanidae) низовьев р. Оби и Иртыша, Вопросы краев., общ. и эксперим. паразитол., т. VI.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

О ВОССТАНОВЛЕНИИ ИСТОРИИ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ЖИЗНИ РЫБЫ ПО ЕЕ ЧЕШУЕ

Н. И. ЧУГУНОВА

Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии

I. Краткий обзор способов изучения возраста, роста и времени нереста рыб по чешуе, костям и отолитам

Окружающие условия, воздействуя на организм, оказывают влияние на его образ жизни и морфологию. Это положение лежит в основе методики, позволяющей по скульптуре верхнего слоя чешуи судить о прошедшей жизни рыбы. По чешуе рыб можно определить их возраст, скорость и особенности роста, у некоторых рыб — перемену местообитания, время перехода из одних условий жизни в другие, возраст созревания, сроки и характер нереста и т. д.

Основными отметками на чешуе являются годовые кольца, годовые зоны, нерестовые и добавочные кольца. Годовые кольца, образующиеся вследствие периодичности роста рыбы и чешуи в течение года, служат для определения возраста. По годовым зонам мы судим о скорости роста рыб. Нерестовые кольца возникают в течение нерестового периода и позволяют судить о том, в каком возрасте у рыбы был нерест, сколько раз в жизни она нерестилась и т. д. Наименее исследованными являются добавочные кольца, образующиеся в результате случайной, непериодической задержки роста от разных причин. Все эти образования на чешуе, связанные с теми или иными условиями жизни рыбы, обозначаются различными терминами: «биологические показатели на чешуе» (Замахаев, 1951), «биологическая структура чешуи» (Чугунова, 1951), «скульптура верхнего слоя чешуи» (Чугунова, 1952).

Очень большое значение в методике изучения возраста и роста рыб имеют так называемые обратные расчисления роста, т. е. определение длины рыб к концу каждого предыдущего года жизни. Остановимся коротко на истории этого вопроса, который с самого начала был дискуссионным.

Способ обратного расчисления роста был предложен в 1910 г. Леа (E. Lea, 1910). В основу его была положена формула прямой пропорциональности между длиной рыбы и радиусом чешуи. Предложение Леа было быстро подхвачено как зарубежными, так и русскими ихтиологами, и в течение примерно 20 лет шла деятельная разработка методики. Очень быстро выяснилось, что прямой пропорциональности в соотношении длины рыбы и радиуса чешуи нет, что обратное расчисление роста дает ошибки, и был предложен ряд способов для уменьшения этих ошибок (E. Lea, 1913, 1938; Терещенко, 1913; Монастырский, 1926, 1930, 1934; R. M. Lee, 1920; Шерриф, 1926; Тюрин, 1927; Есипов, 1929, и др.). Вкратце напомним о тех сомнениях, которые вызывала методика обрат-

ного расчисления роста в первый период ее разработки[1]. К. А. Киселевич (1923, 1924) подметил, что при обратных расчислениях по чешуе молодых и старых рыб кривые роста каспийских сельдей неодинаковы. Если расположить такие кривые на одном графике, то они веерообразно расходятся: кривые, построенные на основании обратных расчислений по чешуе молодых рыб, идут круче, чем построенные на основании расчислений по чешуе старых рыб. Это же явление, известное в мировой литературе под названием феномена Розы Ли, отмечалось и зарубежными авторами (R. M. Lee, 1912; Ли, 1926; E. Lea, 1913, и др.). Ему давалось много объяснений, которые сводятся к двум-трем основным. Одни исследователи считали, что веерообразное расхождение кривых происходит из-за ошибки метода, вследствие несоответствия в скорости роста тела и чешуи или вследствие сжатия чешуи в старших возрастах (R. M. Lee, 1912, 1920). Другие (К. А. Киселевич, E. Lea) полагали, что расхождение кривых вызвано естественным отбором по размерам, а именно: особи, которые медленно росли в молодые годы, дольше не созревали и не вступали в промысловое стадо; быстро растущие рыбы созревали быстрее, раньше вступали в нерестовые косяки и попадали в уловы. Поэтому они при обратном расчислении дают большие размеры в первые годы жизни.

Многие исследователи пытались получить длины рыб, близкие к истинным, путем подбора математических кривых и формул. Получались очень громоздкие математические вычисления (Шерриф, 1926; R. M. Lee, 1920; E. Lea, 1938, и др.). В некоторых работах принималось во внимание, что чешуйный покров образуется при достижении рыбой примерно 3—5 см в длину, и эта величина предусматривалась в формуле для обратных расчислений (R. M. Lee, 1920; A. Meek, 1916; A. R. Molander, 1918).

Сегерстрooль (C. Segerstråle, 1933) производил обратные расчисления длины рыб (по его выражению — изучал рост скалиметрическим методом) по оральному (переднему) и каудальному (заднему) радиусам чешуи у некоторых карповых и окуневых. Он пришел к выводу, что вычисления по каудальному радиусу у карповых рыб дают результаты, более близкие к истинным, чем вычисления по оральному радиусу. Так как расчисления по формуле прямой пропорциональности Леа дают «измененный рост», Сегерстрооль предложил пользоваться коррекционными таблицами и коррекционными кривыми, построенными на основании измеренных радиусов чешуи и длины рыб. Для составления таблицы измеряют «нормальные» чешуи (взятые с точно установленного для каждого вида рыб места на середине тела, ниже боковой линии, но близко к ней) и соответствующую им длину тела у рыб разных размеров — от самых мелких до наиболее старых. В таблице эти две величины располагают последовательно, указывая радиус чешуи для каждого класса, равного 1 мм вариационного ряда длин рыб. Недостающие величины находят путем графической интерполяции. Для того чтобы сделать поправку расчисленных длин в случае, если в материале много «нормальной» чешуи, вычисляют среднюю длину каудальных радиусов для каждой возрастной группы и находят по коррекционной таблице соответствующую ей длину тела. Если чешуя несколько отклоняется от нормальной или материал мал, то прежде чем пользоваться коррекционной таблицей, приходится сделать предварительное вычисление по формуле:

$$\frac{x}{v_n} = \frac{V^k}{V}; \quad x = \frac{V^k v_n}{V},$$

[1] Наша статья не является сводкой по методике изучения возраста и роста рыб и не претендует на полный охват литературных данных. Рассматривая развитие этой методики, мы останавливаемся лишь на некоторых основных работах, вкратце напоминая об их содержании. Более подробно излагаются наши собственные исследования, часть которых публикуется впервые, а также некоторые литературные данные, не получившие пока в нашей стране широкой известности.

где x — длина радиуса нормальной чешуи исследуемой рыбы в конце любого года; v_n — длина того же радиуса, измеренная на чешуе; V — измеренная длина всего радиуса исследуемой чешуи, V^k — общая длина всего радиуса нормальной чешуи, полученная по коррекционной таблице и соответствующая длине тела исследуемой рыбы. Вычислив x, находим искомую исправленную вычисленную длину l^k рыбы к концу ее n-го года жизни, считывая ее прямо с коррекционной таблицы.

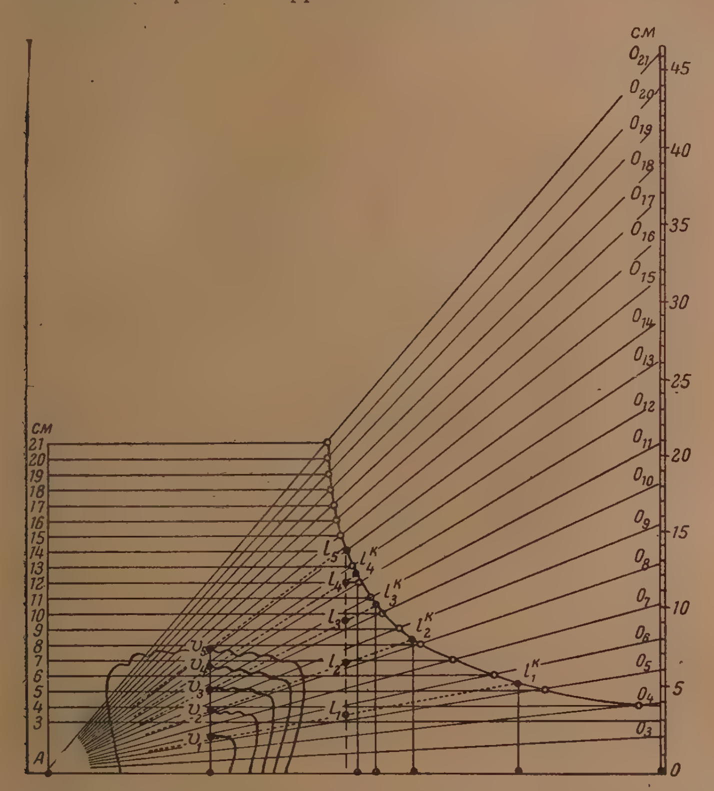


Рис. 1. Коррекционная кривая для автоматического получения поправок при скалиметрическом вычислении приростов окуня за прошедшие годы в различных возрастах; при вычислении использован оральный (передний) радиус нормальной чешуи

Слева — шкала для оральных радиусов нормальной чешуи окуня длиною от 3 до 21 см; справа — относительный масштаб 100 : 1; v_1 — v_5 — оральные радиусы до границ годовых приростов, от первого до пятого, на изображенной схематически чешуе окуня; l_1 — l_5 — длины рыбы соответствующих возрастов, вычисленные по оральному радиусу; l_1^k — l_4^k — те же вычисленные длины окуня, но исправленные по коррекционной таблице. Буквенные обозначения всех упомянутых отрезков находятся на их конечных точках (по C. Segerstråle, 1933)

Вместо коррекционной таблицы можно пользоваться коррекционной кривой, построенной на основании данных таблицы (рис. 1).

Все указанные способы поправок к обратным расчислениям длины рыб оказались очень трудоемкими, а в конечном счете не давали желаемых результатов и мало применялись в ихтиологических исследованиях.

У нас в Советском Союзе большое распространение получил способ вычисления на логарифмической доске Г. Н. Монастырского (1926, 1930, 1934), основанный на положении, что приращения логарифмов длины рыбы пропорциональны приращениям логарифмов длины чешуи.

Способы Леа (по формуле прямой пропорциональности) и Г. Н. Монастырского надолго вошли в практику обратных расчислений роста рыб. Для применения их были сконструированы простые приборы, позволявшие производить вычисления механически. Для одних рыб было возможно использовать способ прямой пропорциональности, для других — более точные результаты давал способ логарифмических шкал. Следует отметить, что обычно пользуются преимущественно средними длинами рыб, при вычислении которых отчасти нивелируются ошибки, получаемые для каждого индивидуума.

С начала 30-х годов вопросы методики изучения возраста и роста рыб отошли в исследованиях на задний план. На очереди стояло изучение динамики численности промысловых рыб, состояния промысловых запасов и составление прогнозов будущих уловов. Возраст и рост рыб в большинстве случаев перестали быть предметом исследования, ими занимались, чтобы получить подсобный материал при изучении численности рыб.

В 1938—1940 гг. снова активизируется интерес к вопросам «чтения» чешуи, причем теперь главное внимание обращается на выделение нерестовых отметок и дополнительных колец разного типа (Замахаев, 1940; Чугунова, 1939, 1940). Большим толчком к этим работам было установление нерестовых отметок на чешуе каспийских сельдей Д. Ф. Замахаевым (1940), воблы — В. Г. Иванчиновым (см. Чугунова, 1939) и леща — Т. Ф. Дементьевой (1952). Теми же вопросами занимались и за границей (T. Järvi a. W. Menzies, 1936; P. Ottestad, 1938, и др.). Снова был пересмотрен вопрос о том, какие чешуи на теле рыбы наиболее правильно отражают рост и другие стороны ее жизни, в частности нерест, для чего изучались чешуи, взятые с различных мест чешуйного покрова. В результате была обоснована фактическим материалом рекомендация использовать для определения возраста, для обратных расчислений и для установления нерестовых отметок чешую со средней части тела (Замахаев, 1940; Чугунова, 1940; A. Dannevig a. Host, 1931; позднее Кагановская, 1937; Миклашевская, 1953, и др.). Д. Ф. Замахаев (1951) в поисках причины расхождения длин рыб, расчисленных по чешуе, взятой с разных мест тела взрослой рыбы, обнаружил, что суммарная длина всех радиусов у взрослых рыб в одном и том же горизонтальном ряду чешуи не равна всей длине чешуйного покрова, так как, по его наблюдениям, центр чешуи не является постоянным центром ее роста. Отсюда вывод, что рост чешуи, вычисленный по задней или передней ее частям, часто может быть неправильным, причем ошибка в разных возрастах неодинакова, потому что смещение центра в разных возрастах различно (Замахаев, 1951).

Следующей причиной расхождения вычисленных и наблюдавшихся длин рыб в разных возрастах является неодновременность образования годового кольца в различных возрастах. Так, например, у донского и кубанского судака первое годовое кольцо образуется ранней весной, второе — в апреле, третье — в апреле — мае, четвертое — в июне, июле и августе (Чугунова, 1931).

Особым направлением является изучение периодики роста рыб в течение их жизни. Эти работы были начаты акад. И. И. Шмальгаузеном, предложившим формулу константы роста, которая должна была характеризовать отдельные периоды роста животных; в частности, им вычислены константы роста некоторых рыб — севрюги и леща (1928,1935). Формулой константы роста воспользовались А. Н. Рабинерсон, В. В. Васнецов и др. А. Н. Рабинерсон (1929) вычислил константы роста для сельдей (беломорских и тихоокеанских) и аральского усача. В. В. Васнецов на основании своих наблюдений над рыбами видоизменил формулу константы роста. Он предложил для сравнения роста пользоваться произведением удельной скорости роста данного года на длину рыбы, достигнутую в предыдущий год. Этот показатель он назвал «характеристикой роста» (Васнецов, 1946).

Все перечисленные авторы выделяли на основании константы или характеристики роста в постэмбриональной жизни рыб два периода — один до половой зрелости и другой — после половой зрелости. У леща, кроме того, отмечен и период старости.

В своей работе «Рост рыб как адаптация» В. В. Васнецов (1947) показал теснейшую связь роста рыб с окружающими условиями, способность рыб к ним приспосабливаться путем изменения роста и темпа развития. В частности, он указывает, что при повышении кормности водоема у карповых увеличивается темп роста, а вместе с тем начинается более раннее созревание рыб. При уменьшении кормности уменьшается скорость роста и замедляется созревание. Вследствие этого снижается темп размножения стада, что в данный момент для него выгодно, так как, имея меньшую численность, рыба сможет при пониженной кормности питаться с достаточной интенсивностью.

В. В. Васнецов показал (1934, 1946, 1948, 1953), что «развитие рыб идет и постепенно и прерывисто, скачкообразно, и распадается на ряд следующих друг за другом этапов, в течение которых происходят рост и медленные постепенные изменения, но не происходит каких-либо принципиальных изменений в строении, физиологии или биологии организма рыбы». Продолжительность этапов различна — ранние короче (несколько дней), чем поздние (2—3 года и более).

У взрослых рыб смена этапов сопровождается изменением характеристики роста. У карповых рыб скачкообразное изменение характеристики роста наблюдается примерно к моменту достижения половой зрелости. В. В. Васнецов (1953) указывает, что достижение половой зрелости не характеризует ни начала, ни конца какого-либо этапа, а происходит уже только после наступления соответствующего этапа. Он утверждает, что до наступления этапа половой зрелости рост карповых идет обычно быстрее, чем у половозрелых рыб, и очень изменчив в зависимости от влияния внешних условий. На этапах половой зрелости и старости (последний пока наметился только у леща) характеристика роста становится более устойчивой и слабо изменяется от влияния внешних условий. «Такую малую изменчивость характеристики роста надо понимать, конечно, не как независимость от внешних условий, в частности от количества пищи, а как определенную реакцию на изменение условий, регулирующих конечный результат» (Васнецов, 1953). Если «лабильность роста у молодых приводит к саморегуляции плотности популяции в зависимости от запасов корма», то у половозрелых рыб ограничение роста и потребления пищи «приводит к более равномерному распределению пищи и к возможности прокормиться на одном и том же участке большему количеству производителей» (Васнецов, 1953а). У некоторых хищных рыб, обладающих желудком, в частности у окуневых и щуковых, наблюдается иная закономерность роста. В противоположность карповым, питающимся почти непрерывно, эти хищные рыбы питаются периодически. С наполнением желудка прекращается питание, несмотря на наличие обильной пищи в водоеме. Характеристика роста у окуневых и щуковых остается всю жизнь относительно стабильной, слабо отражающей изменения кормовой базы. Эту стабильность роста В. В. Васнецов считает результатом ограничения питания.

По данным М. Д. Билого (1950), у карповых (леща, язя, плотвы и др.) в постэмбриональном периоде не наблюдается такой периодичности, какую нашли В. В. Васнецов и И. И. Шмальгаузен. Расхождение в заключениях разных авторов по одному и тому же вопросу (о существовании периодики роста) объясняется тем, что В. В. Васнецов и И. И. Шмальгаузен пользовались средними величинами и стремились выявить общие закономерности роста для вида в целом или хотя бы для подвида в данном водоеме. М. Д. Билый, рассматривая рост тех же рыб более подробно, группируя их в зависимости от скорости роста и времени со-

зревания, а также в зависимости от их длины и возраста, не обнаружил периодики роста в течение постэмбриональной жизни рыбы. Он пришел к заключению, что рост рыб в течение всей жизни зависит от внешних условий. Ни половое созревание, ни наступление периода старости не отражаются на ходе роста леща в такой мере, чтобы можно было говорить о сопровождающих их изменениях интенсивности роста.

Однако М. Д. Билый считает, что интенсивность роста рыб закономерно падает в связи с увеличением размеров организма, так как у них накапливаются внутренние факторы, которые тормозят воздействие на рост внешних условий. Под внутренними факторами М. Д. Билый понимает качественные изменения, происходящие в содержимом клеток и в органообразовательных процессах под влиянием внешних условий. Вследствие этого рыбы одинакового размера, но имеющие разную историю роста, растут далее с разной скоростью, так как у них различны внутренние факторы. М. Д. Билый считает, что половое созревание как таковое (у леща, язя и плотвы) не влияет на кривую роста рыб.

Едва ли можно согласиться с этим заключением М. Д. Билого. Общее замедление роста рыб в связи с дозреванием половых продуктов и нерестом вполне естественно вследствие большой затраты энергии рыбы на половые функции. Повидимому, нет оснований отрицать и влияние в этот период гормонов, которые также могут замедлить рост (L. Fage et A. Veillet, 1938).

Мы считаем, что влияние полового созревания на рост рыб отрицать не следует, но наши исследования над северокаспийской воблой показывают, что и после нереста, в старших возрастах, условия питания отчетливо сказываются на ее росте. В этом отношении наши результаты по вобле стоят ближе к данным М. Д. Билого, чем к наблюдениям В. В. Васнецова. Рост воблы не похож на рост леща, язя и других карповых, у которых В. В. Васнецовым отмечена периодичность его. Нельзя воблу сопоставлять с хищными рыбами, у которых рост мало изменяется. При подробном исследовании роста у отдельных экземпляров воблы или у рыб из одних и тех же биологических группировок (Лебедев, 1946) пришлось убедиться, что половая зрелость не тормозила влияния внешних условий, в частности условий откорма, на рост этой рыбы.

В табл. 1 показан для сравнения рост воблы разного возраста, пойманной в один и тот же трал. Большинство старших рыб — шестилеток — имело на чешуе нерестовые кольца, часто по нескольку штук. У четырехлеток нерестовые кольца были не всегда ясно видны; может быть, часть этих рыб не нерестилась. С увеличением возраста скорость роста в длину, судя по средним величинам, уменьшается. Однако при просмотре отдельных рыб не наблюдается закономерности, отмеченной В. В. Васнецовым для других карповых, т. е. однообразия в росте половозрелых рыб вследствие слабого влияния на них условий откорма.

Таблица 1

Рост воблы из тралового улова в Северном Каспии 29 июля 1946 г.

Возраст	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	l_6		t_2	t_3	t_4	t_5	t_6	Колич. экз.
Трехлетки	7,5	14,0	19,1	—	—	—	7,5	6,4	4,7	—	—	—	19
Четырехлетки	6,1	11,2	16,5	20,5	—	—	6,1	5,4	4,9	4,1	—	—	14
Шестилетки	6,3	10,4	14,4	18,2	21,7	23,4	6,3	4,2	4,2	3,6	3,6	1,7	11

Для примера приведем рост одной особи с очень характерным ростом. Вобла имела на чешуе четыре нерестовых кольца, и возраст ее определялся вполне отчетливо.

l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	l_6	t_1	t_2	t_3	t_4	t_5	t_6
5,3	10,4	14,2	15,7	21,0	22,5	5,3	5,1	3,8	1,5	5,3	1,5

В приведенном примере прирост 5-го года, т. е. в возрасте, когда рыба, судя по нерестовым отметкам, уже три раза нерестилась, был такой же, как 1-го года, и в 3,5 раза больше, чем 4-го года.

Возможно, что большая лабильность роста воблы является ее видовой особенностью и одним из приспособлений, обеспечивающих выживание этой рыбы в сильно меняющихся условиях обитания в Северном Каспии.

К направлению изучения общих закономерностей роста примыкают работы А. В. Морозова (1946). Этот автор сосредоточивает свое внимание на подборе кривых, наиболее близко соответствующих эмпирической кривой роста. Он утверждает, что рост рыб идет по экспоненциальной кривой, а не по параболической, как указывает И. И. Шмальгаузен. На основании средних длин рыб каждого возраста того или иного вида А. В. Морозов строит теоретическую кривую, по которой он считает возможным вычислять «нормальный годовой прирост». Полученные им вычисленные величины близки к наблюдавшимся. Такой способ изучения роста может быть полезен только для сравнения роста разных видов рыб или даже рыб и других животных, так как представляет его в обобщенном виде, совершенно отвлекаясь от естественных условий роста.

В начале работ по изучению возраста рыб, когда шло накопление материала (20-е годы), думали, что колебания роста у каждого вида рыб невелики, что важно определить темп роста, присущий данному виду — показать, например, что осетр растет быстрее сельди и т. п. К этому времени относятся многочисленные работы ВНИОРХ и ВНИРО по этой проблеме. В лучшем случае сопоставляли рост одной и той же рыбы из разных водоемов. Дальнейшие работы установили существование серьезных колебаний в росте в разные годы в зависимости от внешних условий. Так, нами (Чугунова, 1951) констатирована большая изменчивость роста воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма, причем эта зависимость не только обнаруживалась на средних величинах годовых приростов, но и прослеживалась в течение года. Произведено сравнение приростов последнего года у трехлеток воблы, которые были наиболее многочисленными в исследованном материале, собранном осенью 1946, 1947 и 1948 гг. В это время прирост у воблы бывает почти равным годовому приросту. Оказалось, что в 1946 г. средний прирост колебался в различных группировках от 5,5 до 7 см, в 1947 г. — от 3,2 до 4,6 см и в 1948 г. — от 3,0 до 3,9 см. В 1933—1937 гг. этот прирост изменялся в разные годы от 2,4 до 4,4 см (Монастырский, 1940). Если условно считать рост воблы в 1933—1937 гг. средним, то в 1946 г. темп роста был очень велик, почти вдвое больше среднего, а в 1947 и 1948 гг. он вошел в среднюю норму. Такой необыкновенно высокий темп роста воблы в 1946 г. был обусловлен очень хорошими условиями откорма, а именно — исключительно многочисленной пищей в июне — июле при относительно разреженном рыбном населении.

Изучение роста воблы в течение летнего периода с учетом биологических группировок также показало значительные изменения роста в различные годы в зависимости от условий откорма (табл. 2).

Рост воблы в 1946 г. и по этим данным намного больше, чем в 1947 и 1948 гг.

Различие в росте наблюдается даже между группировками, откармливающимися в одном и том же районе и состоящими в основном из рыб одинакового возраста, но разной длины. На рис. 2 приведено сравнение

скорости роста трехлеток воблы из различных группировок в 1946 г. Группировки на рис. 2 условно названы по моде вариационной кривой длины рыб — например, группировка «15,5» или «19,5» и т. д. Вобла, хорошо выросшая на 1-м году, продолжала быстро расти и в дальнейшем; наоборот, вобла, задержавшаяся в росте на 1-м году, медленно росла и в следующие годы. Это же положение подтвердилось и на материале 1947 и 1948 гг., хотя не так отчетливо, вследствие более медленного роста в течение последнего года жизни. Видимо, для воблы является постоянным положение, что темп роста в 1-й год жизни определяет в большей или меньшей степени и дальнейший рост. Более крупные рыбы активнее, чем мелкие, разыскивают и используют корм, а в результате этого продолжают лучше расти. В 1946 г. наблюдалось очень большое различие в длине трехлеток (от 14 до 20—21 см) главным образом вследствие быстрого и разнообразного роста в последнем году, когда вобла неодинаковой длины различно использовала богатую биомассу бентоса в начале лета.

Таблица 2

Рост трехлеток воблы из группировки „15,5“ в центральном районе Северного Каспия

(Средние приросты третьего года за 1 день)

Месяц	Год роста		
	1946	1947	1948
Май	0,06	0,04	
Июнь			0,04
Июль	0,04	0,02	
Август			0,01
Сентябрь	0,02	0,01	

Удалось проследить даже различие в росте воблы одинаковой длины в группировках, откармливающихся одновременно, но в разных районах Северного Каспия. Такое явление подмечено в 1948 г. для трех случаев — для группировок «14,5», «15,5» и «17,5» в центральном районе и у о-ва Тюлений. Хотя разница в приростах последнего года невелика (0,1—1,1 см), но наблюдается постоянно, что позволяет считать ее реальной. Это согласуется и с условиями откорма, которые в 1948 г. у о-ва Тюлений были лучше, чем в центральном районе.

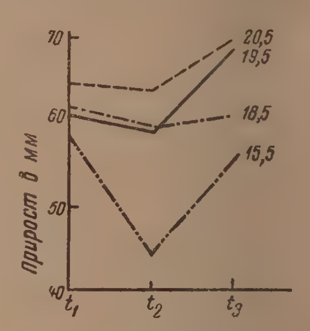


Рис. 2. Сравнение скорости роста трехлеток воблы в Северном Каспии из различных биологических группировок в 1946 г.

Объяснение см. в тексте.

Т. Ф. Дементьева (1952а, 1953), касаясь того же вопроса об изменении скорости роста рыб в зависимости от условий существования, более подробно остановилась на влиянии на рост абиотических факторов, которые, однако, в свою очередь связаны с интенсивностью питания. Она рассматривает влияние на рост рыб температуры воды — ее повышения по сравнению со средней температурой, но в пределах свойственного этим видам рыб температурного режима, а также воздействие на рост удлинения вегетационного периода при теплой осени. В первом случае, при повышении температуры воды, ускоряется процесс пищеварения, и рыба вследствие этого потребляет большее количество пищи. В теплые годы нередко наблюдается увеличение жирности планктона — пищи планктоноядных рыб, что также благоприятно сказывается на интенсивности откорма, а вместе с тем и на росте рыбы. Реакция на температуру у различных видов рыб неодинакова: у теплолюбивых при повышенной температуре потребность в еде увеличивается, а у холодолюбивых, например у трески в условиях Балтийского моря, наиболее интенсивное питание происходит при самых низких температурах.

При удлинении теплого периода года увеличивается длительность нагула и наиболее интенсивного жора, что также вызывает увеличение скорости роста рыб. В качестве примера Т. Ф. Дементьева приводит рост салаки, воблы и леща. Салака Балтийского моря в случае большого прогрева вод во время нагула растет очень хорошо, что наблюдалось, например, в 1948 г. В холодные годы темп ее роста снижается (1940, 1942 и 1947 гг.). На рис. 3 показано, что рост салаки разных возрастов весенне- и осенненерестующих популяций в 1947 г. имел пониженную скорость, а в 1948 г.— повышенную. При этом показатели роста были относительно близкими, несмотря на то, что разные возраст и длина особей заставляют предполагать наличие разных объектов питания и различную численность поколений. Это еще раз убеждает в том, что перед нами явления одного и того же порядка — влияние на рост температуры, проявляющееся через улучшение условий откорма.

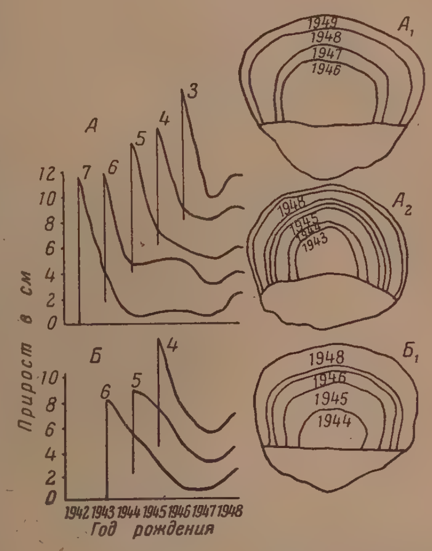


Рис. 3. Приросты осенней и весенней салаки Балтийского моря по возрастам и годам

А — осенняя салака, *Б* — весенняя салака; $А_1$ — осенняя салака, возраст 3+, год рождения 1945, $А_2$ — осенняя салака, возраст 6+, год рождения 1942, $Б_1$ — весенняя салака, возраст 5+, год рождения 1944 (по Т. Ф. Дементьевой, 1952). Цифры у кривых обозначают возраст исследованных рыб

В качестве примера хорошего роста в результате удлинения периода откорма в случае теплой и затяжной осени Т. Ф. Дементьева приводит рост воблы и леща в Северном Каспии в 1937 г.

Сегерстрооль (1932) показал, что прирост леща в водоемах Финляндии также очень сильно зависит от температуры летних месяцев (июня—августа). Он исследовал приросты леща с 1911 по 1930 г., причем оказалось, что средний прирост леща в возрасте от 11 до 14 лет колебался в разных водоемах в самый теплый 1927 г. от 2,73 до 3,25 см, а в самый холодный 1928 г.— от 0,51 до 0,93 см. Сегерстрооль установил, что при увеличении средней температуры воздуха за эти месяцы средний прирост длины леща увеличивается на 5 мм на каждый градус выше 13°.

Отметим, что во всех рассмотренных работах авторы пользовались в своих исследованиях обратимыми расчислениями роста по чешуе, что привело их к правильным выводам и позволило увязать особенности роста рыб с колебаниями в окружающих условиях.

Приведем еще два примера разного роста рыб одного и того же вида.

В табл. 3 показано, насколько сильно изменяется в разные годы рост леща в зависимости от изменения в условиях существования.

Еще более четко выступает различие в росте в разные годы у воблы. В табл. 4 материал сгруппирован по годам роста, что позволяет сразу отчетливо видеть изменения, характерные для того или иного календарного года. В этой же таблице показано, насколько сильно изменчив рост в разных биологических группировках воблы (1946—1948 гг.). То же подтверждает и приведенный выше рис. 2, где показано, что вобла одной и той же длины росла с различной скоростью.

Колебания темпа роста рыб в различных группировках нередко не учитываются, что приводит к ошибкам в вычислениях. Так, например, при изучении возрастного состава уловов широко распространен так называемый способ Морозова — Майоровой, в основе которого лежат вспомога-

тельные таблицы, построенные на основании относительно небольшого количества определений возраста по чешуе и позволяющие вычислять возрастной состав улова только по измерениям длины рыб. При этом совершенно пренебрегают различиями в темпе роста рыб, которые подходят в зону промысла в различные моменты путины. В некоторых случаях пользовались даже стандартными таблицами, составленными по материа-

Таблица 3

Рост леща Северного Каспия в разные годы (годовые приросты в см)

(По Т. Ф. Дементьевой, 1952)

Год рождения \ Возраст	1	2	3	1	2	3	4
	Вычислено по чешуе трехгодовиков			Вычислено по чешуе четырехгодовиков			
1930	6,6	10,5	7,7	6,7	9,9	7,8	2,7
1931	9,0	10,4	4,5	7,8	10,8	5,5	3,5
1932	9,4	9,1	5,6	7,4	9,1	6,9	3,6
1933	5,8	8,7	8,6	6,8	8,7	7,2	4,3
1934	7,1	10,6	7,0	6,9	9,5	7,7	4,2
1935	7,5	9,9	7,4	—	—	—	—
1936	8,1	11,5	4,6	8,4	10,7	5,2	2,3
1937	8,3	9,4	4,4	—	—	—	—

Таблица 4

Приросты воблы Северного Каспия

Показатели	Год роста								
	1929	1933	1934	1935	1936	1937	1946	1947	1948
	Средний прирост						Колебание средних длин по группировкам		
l_3 (по трехлеткам)	3,4	3,9	4,3	4,6	3,7	4,5	5,5—7,0	3,2—4,6	3,3—3,9
l_4 (по четырехлеткам) . . .	2,7	1,8	3,7	3,1	2,6	4,2	—	—	—

лам прежних лет. Это, естественно, ведет к более или менее значительным ошибкам в вычислении возрастного состава, перекрывающим те неточности, которые получаются при способе сложения средних проб, без пересчета на величину уловов (Чугунова, 1952).

Использование чешуи для изучения особенностей нереста рыб не менее важно, чем изучение возраста и роста. Однако вопрос о нерестовых отметках гораздо менее разработан. Только у лососей нерестовые отметки открыты и учитываются уже давно. У нас в СССР можно отметить сборник работ ВНИОРХ по семге (1935), из более ранних — работу В. Р. Алеева (1928), а позднее — работу Г. П. Барача (1946). Края чешуи лососевых рыб во время нереста настолько сильно разрушаются, что у самцов она принимает иногда форму треугольника. После нереста (у лососевых, не имеющих посленерестовой гибели) рыба начинает снова расти, края чешуи восстанавливаются, и она опять приобретает округлую форму. На месте, где чешуя была повреждена во время нереста, остается след из оборванных, сдвинутых, перепутанных склеритов («эрозия»), называемый нерестовой отметкой.

Подобные нерестовые отметки имеются и у каспийских сельдей (Замахаев, 1940, 1948), но выражены менее резко, чем у лососевых. Нерестовые

отметки особенно отчетливы у тех каспийских сельдей, которые совершают наиболее далекий путь к местам нереста (Чугунова, 1940; Замахаев, 1948).

У северных сельдей, по мнению некоторых авторов, во время нереста на чешуе может образоваться отчетливое кольцо, и поэтому у сельдей, нерестующих осенью, формируется по два кольца в год. Другие считают, что нерестовое кольцо совпадает с годовым, но по внешнему виду оно отличается от прочих годовых колец. Особенности этих нерестовых колец в сравнении с годовыми не описаны.

Менее отчетливы, чем у лососевых и сельдевых, нерестовые отметки у воблы, леща и некоторых карповых рыб. Эти нерестовые отметки, или нерестовые кольца, состоят из утолщенного темного склерита, или разрыва между склеритами, или других подобных образований. У плотвы, например, Джонс (J. W. Jones, 1953) описывает нерестовую отметку в виде эрозии, разрушения колец на переднеспинном углу чешуи. Степень эрозии у различных рыб сильно варьирует, часто признаки ее незначительны.

У воблы удалось наблюдать большое различие в форме нерестового кольца в различные годы. Так, например, в 1945 г. нерестовые кольца были с темным склеритом, а в 1947 и 1948 гг. почти все они имели вид узкой полоски, ограниченной тонким двойным контуром из склеритов. На таких кольцах одна контурная линия идет по внешней стороне полоски, обращенной к краю, а другая — по внутренней стороне полоски, обращенной к центру чешуи.

Отмечается различие в четкости проявления нерестовых колец в разные годы. В одних случаях нерестовые кольца бывают хорошо выражены у всех нерестившихся рыб, в других — не у всех. А. А. Махмудбеков (1952) отмечает, что в 1951 г. нерестовые отметки у каспийского пузанка, пойманного в сентябре в северо-западной части Северного Каспия, т. е. наверняка нерестившегося в этом году, имелись только у 21% рыб, а нерестовые кольца текущего года — лишь у 13,3% особей. Н. И. Чугунова (1940) для большеглазого пузанка также отмечает, что нередки экземпляры даже с последней порцией невыметанных половых продуктов, еще не имеющие нерестовой отметки. Поэтому остается нерешенным вопрос о том, обязательно ли у каждой сельди в результате нереста образуется нерестовая отметка.

Джонс (1953а) указывает, что на чешуе хариуса из Ляйн-Тегид нерестовые отметки выражены слабо, так как нерест совпадает с периодом активного питания. Они имеют вид разрушения (эрозии) на «плечах» чешуи. У некоторых отнерестившихся хариусов нерестовая отметка бывает не выражена.

Разная форма нерестовых колец у одной и той же рыбы и различная степень их отчетливости, вплоть до полного отсутствия, зависят, вероятно, от условий нерестового периода. Эти связи еще не открыты, но в будущем тип нерестового кольца на чешуе позволит узнавать условия нереста так же, как мы сейчас при помощи обратных расчислений по чешуе судим о росте рыбы в прошлом.

Попытку установления на отолитах трески нерестовых отметок сделал Роллефсен (G. Rollefsen, 1934, 1935). Он наблюдал, что у зрелой трески наружные зоны роста несколько отличаются от внутренних в том отношении, что они более узкие и гиалиновая часть их (прозрачная при рассматривании в падающем свете) часто более резко выражена и шире, чем непрозрачная. Обычно число этих зон сильно колеблется, но они никогда не чередуются с широкими зонами. Такие зоны не встречаются у молодой, незрелой трески. Роллефсен считает их нерестовыми зонами.

Наши наблюдения показывают, что нерестовая отметка возникает не в самый момент нереста, а в связи с нерестом (Чугунова, 1940). Это позволяет предполагать, что она образуется не только под влиянием специ-

фических воздействий самого процесса созревания. В этом отношении большой интерес представляют исследования Блекбёрном чешуи европейской и австралийской сардины (M. Blackburn, 1949 и 1951). У австралийской сардины [Sardinops neopilchardus (Steindachner)] им были обнаружены нерестовые отметки такие же, как у каспийских сельдей. В описании их он широко использует исследования советских авторов (Д. Ф. Замахаева, Н. И. Чугуновой). У европейской сардины [Sardina pilchardus (Walbaum)] из Корнуолла он нашел кольца, совершенно такие же, как нерестовые, но они не соответствовали периоду нереста. У корнишской сардины наибольшая потеря веса и жира наблюдается в конце зимы, в то время как нерест ее происходит летом. «Нерестовые» кольца у нее образуются в период максимальной потери жира зимой, а не во время нереста. Поэтому Блекбёрн и предложил называть такие кольца не нерестовыми, а condition rings. Образование condition rings Блекбёрн, таким образом, приписывает ежегодному сезонному изменению в состоянии рыбы, причем оно может и не совпадать с периодом нереста, как это он наблюдал у корнишской сардины. Блекбёрн уточняет, что такое сезонное изменение состояния сардины характеризуется изменением содержания жира в теле рыбы [the seasonal fluctuation of body-fat content (condition)]; он говорит, что condition rings как бы регистрируют на чешуе потерю жира рыбой. На этом основании мы можем назвать condition rings кольцами потери жира, или кольцами истощения.

Данные Блекбёрна подтверждают наши предположения о том, что образование нерестовых колец в нерестовый период вызывается главным образом большим истощением рыбы, влияние которого, может быть, усугубляется воздействием каких-либо специальных веществ, вырабатываемых организмом во время дозревания половых продуктов и нереста.

Для определения возраста рыб (бесчешуйных, а иногда и чешуйных) употребляют также кости и отолиты. У многих рыб годовые кольца на костях и отолитах видны лучше, чем на чешуе, а дополнительные кольца выражены слабее. Е. Г. Бойко (1951) считает, что определение возраста по срезам лучей плавников должно применяться для всех рыб, так как это гарантирует от ошибок, которые нередко дает чешуя, особенно часто — у старых рыб. Например, при изучении возраста донского судака по чешуе не находили рыб старше 10 лет, а при использовании срезов лучей определили возраст судаков до 18 лет.

На наш взгляд, с мнением Е. Г. Бойко нельзя согласиться. До сих пор на срезах лучей не обнаружены нерестовые отметки, хуже выражены дополнительные кольца, которые уже в ряде случаев используются исследователями и, несомненно, будут иметь большое значение в будущих работах, и не разработана методика обратных расчислений (кроме осетровых и сома). Этим возможности работы по лучам, по сравнению с чешуей, сильно ограничиваются. В то же время внимательная работа при определении возраста по чешуе для рыб обычных в промысле размеров дает вполне надежные результаты.

Методика обратных расчислений по костям и отолитам разработана хуже, чем по чешуе, и для меньшего количества рыб. В одних случаях результаты получаются удовлетворительные — для осетровых (Чугунов, 1926), сома (Пробатов, 1929), судака (Кузьмин, 1947) и некоторых других рыб. В других случаях полученные величины гораздо менее соответствуют истинным, чем вычисленные по чешуе (T. Freidenfelt, 1922).

Обратные расчисления веса применяются гораздо реже обратных расчислений длины, причем используется способ логарифмических шкал Г. Н. Монастырского (Тюрин, 1927; Есипов, 1929; Монастырский, 1934; Померанцев, 1949). Методика основана на соотношении веса и длины рыбы, которое принимается в среднем постоянным для данного материала. Однако на самом деле соотношение веса и длины очень сильно колеблется и в различные сезоны, и в различные годы, и в различных воз-

растах вследствие изменения веса рыбы. Поэтому обратные расчисления веса в большинстве случаев дают настолько «средние» величины, что использование их на практике редко имеет значение. В ряде случаев проще пользоваться эмпирической кривой соотношения длины и веса (Чугунова, 1931; Терещенко, 1913).

II. Практическое использование методики определения возраста, обратного расчисления роста рыб и «чтения» других отметок по чешуе (или другим объектам)

Наилучшим критерием правильности теории является проверка ее практикой. Рассмотрим, что дала методика определения возраста и роста рыб рыбной промышленности.

Наше социалистическое рыбное хозяйство в своей повседневной работе всегда опирается на сведения о состоянии запасов рыб и на прогнозы будущих уловов, которые дает наука. В этих исследованиях постоянно используются не только данные о возрастном составе рыб, но также обратные расчисления роста, а для некоторых рыб, кроме того,— и нерестовые отметки. Приведем несколько примеров таких работ.

Т. Ф. Дементьева (1952) в своей методике прогнозов уловов леща Северного Каспия в качестве обязательной составной части прогноза употребляет данные о росте, используя при этом обратные расчисления. Она указывает на связь численности и роста леща, выражающуюся в том, что большой выход трехлеток бывает тогда, когда лещ хорошо растет на 2-м и особенно на 3-м году жизни. Наоборот, выход трехлеток снижается при плохом росте на 3-м году жизни. Поэтому, для того чтобы судить о пополнении промыслового стада леща, необходимо знать, как растут сеголетки, двухлетки и трехлетки. По наблюдениям Т. Ф. Дементьевой, в трехлетнем возрасте достигает зрелости при плохом росте около 10—20%, а при хорошем — 30—40% всего поколения. Данные о росте приведены Т. Ф. Дементьевой во всех прогнозах за 7 лет, которые упомянуты в ее работе. Оказалось, что уловы изменялись в соответствии с изменением запасов, которое правильно предусматривалось ее прогнозом. Т. Ф. Дементьева использует при прогнозах нерестовые отметки на чешуе, что позволяет вычислить пополнение и остаток рыб.

Того же принципа зависимости темпа созревания воблы от ее темпа роста придерживался Г. Н. Монастырский (1940, 1952) при составлении прогнозов уловов. Во всех примерах прогнозов, приведенных в его работе 1952 г., учитывается скорость роста воблы. Для разделения пополнения и остатка в нерестовой популяции воблы Г. Н. Монастырский первый начал пользоваться нерестовыми отметками на ее чешуе.

А. И. Сергеева (1952) на основании тщательного изучения нерестовых отметок и скорости роста воблы получила уточненные данные по скорости созревания воблы в зависимости от темпа роста, а также, в свою очередь, по зависимости скорости роста от созревания. Последнее выражается в уменьшении интенсивности роста у созревших рыб.

Возможность определения величины пополнения и остатка имеет очень большое значение при составлении прогнозов уловов рыб. В этом отношении большую роль сыграло использование нерестовых отметок у сельдей. Эта методика позволила, например, А. А. Остроумову (1948, 1949) установить, что у каспийского пузанка количество впервые нерестующих рыб составляло у трехгодовиков 80,5—96,7%, у четырехгодовиков — 45,0—75,6%, у пятигодовиков — 19,5—61,5%. Он показал путем сравнения годовых приростов, что рыбы с различным темпом созревания росли в различных условиях. Часть поколения, оказавшаяся в условиях хорошего роста, достигала половой зрелости и шла на нерест быстрее, чем другая часть, которая росла при неблагоприятных условиях. Так как условия роста разных поколений различны, то и темп созревания их неодина-

ков. Однако все таки количество запоздавших в развитии рыб было невелико и колебалось в следующих пределах: рыбы, созревшие в возрасте 4 лет, составляли 21—30,7% общей численности всего поколения, а созревшие в возрасте 5 лет — 1,8—4,1%.

По данным А. А. Махмудбекова (1947), у каспийского пузанка среди рыб трехлетнего возраста начинают встречаться в небольших количествах (7,6%) особи, идущие на нерест повторно; среди четырехлеток их уже 40,7%, среди пятилеток — 64,7%, шестилетки все нерестятся повторно. На основании этих данных определяется величина остатка и пополнения нерестового стада, что необходимо для составления прогнозов.

У волжской сельди (Н. П. Танасийчук, 1948), судя по нерестовым отметкам, количество повторно нерестящихся рыб в 1937 г. составляло 19,1%, в 1938 г.— 7,8% в море и 6,4% в реке и, наконец, в 1944 г.— 26,8%. Эти данные показывают небольшое значение остатка в нерестовой популяции волжской сельди, а следовательно, принадлежность ее ко второму типу нерестовых популяций (Монастырский, 1952).

Изучение роста рыб в водохранилищах показало, как влияет на них первый период заливания. Так, в Рыбинском водохранилище (Васнецов, 1950) в первое же лето после его образования возросла численность рыб и их общий вес. Последнее в значительной степени определилось усиленным ростом большинства видов вследствие увеличения биомассы кормовых организмов на вновь залитых пространствах. Увеличение темпа роста произошло у карповых рыб в младших возрастах, до полового созревания. У хищных рыб — окуня и щуки — темп роста не изменился, вероятно, вследствие особенностей их биологии. Они питаются с промежутками и, находясь среди молоди рыб, всегда обеспечены пищей. Увеличение количества молоди не повышает потребления ее хищниками. Однако, по словам В. В. Васнецова, в литературе есть указания на ухудшение темпа роста рыб в некоторых только что образовавшихся водохранилищах, что, надо думать, зависит от неблагоприятных условий развития кормовых организмов.

Наблюдая за изменением скорости роста рыб на новых водохранилищах, мы имеем возможность следить за состоянием запасов и получаем критерий для правильного ведения рыбного хозяйства, т. е. для решения вопроса о возможности интенсификации лова рыбы или необходимости поддержания и увеличения ее численности.

Перечисленные примеры (их можно было бы привести очень много) показывают практическое, хозяйственное значение применения способов определения возраста и скорости роста рыб.

III. Критика выступлений против методики изучения возраста и роста рыб

Мы постарались вкратце показать, как развивалась у нас методика изучения возраста и роста рыб и, в частности, способ обратных расчислений, останавливаясь при этом, с одной стороны, на неточностях и способах их устранения, а с другой стороны, на тех достижениях, которые были получены и позволили многое познать в биологии рыб, а также оказывать помощь рыбной промышленности.

У многих исследователей не заострено внимание на ошибках и неточностях методики, они принимают ее как непреложную истину. Другие, вдумчиво подходя к изучению возраста рыб, сами заново находят неточности методики и нередко начинают браковать ее вместо того, чтобы разрабатывать. Иногда говорят, что возраст рыбы должен непременно определять один и тот же человек, так как правильность работы зависит от наметанности глаза. Такое суждение неправильно и говорит о неумении пользоваться фактическими отметками на чешуе, которые получаются по мере ее роста, в зависимости от изменений окружающих условий.

В отношении обратных расчислений роста крайнюю отрицательную

позицию занял И. П. Лаптев (1953), который после анализа ряда литературных материалов пришел к следующему заключению: «...Все выводы, полученные на основе анализа данных обратных расчислений роста рыб, должны быть отброшены, как неверные, а основанные на них теоретические положения — пересмотрены». Такой вывод автор основывает на том, что, по его представлению, каждый год у каждой особи соотношения длины чешуи и длины рыбы разные, в зависимости от меняющихся условий среды. Мы не будем сейчас останавливаться на критике работы И. П. Лаптева, но вернемся к этому вопросу ниже.

В послевоенные годы методические работы по вопросам возраста и роста рыб относительно редки. Следует отметить работы Д. Ф. Замахаева (1948, 1949, 1949а, 1951), А. Г. Кузьмина (1947), Г. П. Барача (1946), Л. П. Астанина (1947), Г. П. Померанцева (1949), А. В. Лукина (1951), Е. Г. Бойко (1951), Ю. Н. Редкозубова (1951), Блекбёрна (1949, 1951), Хайла (R. Hile, 1948), Гринбенка и О'Доннеля (J. Greenbank a. D. J. O'Donnel, 1948), Е. И. Миклашевской (1953) и некоторых других. Многие из перечисленных работ касаются лишь способов механической обработки костей или отолитов или механических способов расчисления. Забыто указание прежних исследователей о необходимости проверки роста рыбы и чешуи в экспериментальных условиях. Сейчас в этом отношении имеются большие возможности, так как все в большем масштабе производится выращивание рыбы в прудах, выростных бассейнах на рыбоводных заводах, в рыбхозах, акклиматизация рыбы в водохранилищах.

Так же мало используется для разработки методики изучения возраста и роста мечение рыб, хотя такой материал дает хорошие результаты. Это показано в нашей работе (Чугунова, 1939), в которой, на основании материалов по мечению, исследован рост воблы в течение года и образование на чешуе различного рода отметок (годовые кольца, нерестовые отметки, дополнительные кольца и т. д.), позволяющих судить о прошедшей жизни рыбы. Этот же способ мечения применял Винге (O. Winge, 1915) при разработке методики определения возраста трески. В то же время массовое мечение трески у нас на Баренцовом море совершенно не использовано в отношении методики исследования возраста и роста рыб.

Чем же объясняется падение интереса исследователей к разработке методики изучения возраста и роста рыб? Несмотря на то, что эта методика далека от совершенства, она дала возможность подойти к углубленному изучению динамики численности рыб, следить за состоянием промысловых запасов и составлять промысловые прогнозы. Решения этих вопросов требовало рыбное хозяйство.

Для изучения запасов широко использовались данные биостатистики, причем под этим термином понималось изучение изменений возрастного и полового состава уловов и роста рыб, что делало возможным подсчет величины поколений. Вследствие стремления дать практикам быстрый ответ были случаи недостаточно вдумчивого отношения к методике прогнозов. Не всегда считались с особенностями условий обитания рыб в различные годы. В частности, некоторые работники при исследовании численности рыб и составлении прогнозов уловов мало пользовались или совсем не пользовались методикой обратных расчислений и не учитывали изменения в росте рыб. Лишь немногие исследователи применяли вычисление величины пополнения и остатка стада на основании подсчета нерестовых отметок на чешуе (Монастырский, 1952). Некоторые стремились к тому, чтобы решать вопрос о состоянии запасов посредством механистических приемов, путем установления «правил», по которым можно определять состояние запасов, не исследуя вопроса всесторонне. Например, считали, что большое количество в улове рыб старших возрастов какого-либо вида служит показателем слабого использования его запасов промыслом, а большое количество рыб первого половозрелого

поколения говорило будто бы о перелове. Если в некоторых случаях такие заключения и соответствовали действительности, то для наших основных промысловых районов они были большей частью ошибочны. Большое количество молоди говорило о богатом пополнении, а много старых рыб ловилось в тех случаях, когда в предыдущие годы наблюдался большой приплод. Далеко не всегда соответствовало истине предположение, что пониженная упитанность свидетельствует о большом запасе рыб, так как один и то же запас пищи должен прокормить гораздо большее число особей. Если это во многих случаях было правильным для воблы, то совершенно не подходило для каспийских сельдей, в частности для каспийского пузанка, у которого ухудшение запасов сопровождается в некоторые периоды уменьшением скорости роста (Махмудбеков, 1938, 1949). Неточности в прогнозах наблюдались также в моменты каких-либо резких изменений в условиях обитания рыб, как, например, при осолонении Северного Каспия в связи с падением его уровня, что повлекло за собою уменьшение кормовой базы воблы (Шорыгин, 1945; Монастырский, 1952), вызвавшее снижение ее численности.

Эти неудачи в прогнозах вызвали некоторое охлаждение к исследованиям возраста рыб, которое, безусловно, является временным. Изучение динамики численности рыб, являющееся основой понимания состояния их запасов и составления прогнозов уловов, должно опираться на детальные сведения о возрастном составе стада и росте рыб. Кроме того, сведения о росте рыб имеют первостепенное значение при рыбоводных и акклиматизационных мероприятиях.

В настоящее время назрела необходимость более дробного изучения роста, выяснения особенностей роста в течение года в связи с колебанием окружающих условий. В качестве примера можно привести выращивание товарного сазана в рыбоводных хозяйствах дельты Волги. В течение летнего сезона временами наблюдается резкое ухудшение условий откорма, которое в дальнейшем ликвидируется. При очень быстром росте выращиваемых сеголетков на их крупной чешуе в течение лета нередко откладываются кольца и отметки, которые иногда вводят в заблуждение, так как их принимают за годовые кольца. Изучение чешуи этих выращиваемых сазанов в сопоставлении с условиями обитания позволит в дальнейшем по чешуе судить о состоянии выращиваемой рыбы.

Как уже упоминалось, И. П. Лаптев (1953), обнаружив неточность в результатах работы по методике обратных расчислений (о чем было известно и ранее), указывает, что такой методикой пользоваться нельзя, а все выводы, основанные на ней, следует пересмотреть, как порочные. Он утверждает, что методика обратных расчислений противоречит основам мичуринской биологии и в корне механистична.

Мы постарались в изложенном выше показать ошибочность этого утверждения на ряде примеров. Несмотря на несовершенство методики, она дала широкие возможности для исследования динамики численности рыб и для обслуживания промышленности прогнозами. Следовательно, заключение И. П. Лаптева неправильное и ненужное.

И. П. Лаптев требует для использования методики обратных расчислений знания изменения соотношений между длиной чешуи и длиной рыбы данного вида для каждого календарного года, для каждого возраста, а продолжая эту мысль дальше (до абсурда),— и для каждой особи. Иными словами, он считает невозможным сделать какое-либо обобщение из многочисленных наблюдений, отрицает закономерность, предъявляет к методике идеалистическое требование абсолютной точности, приходит к агностицизму. К сожалению, он ограничивается в своей статье разбором преимущественно старой литературы и не дает собственных материалов.

Его предложение об использовании непосредственных измерений и определений возраста рыб из одного и того же водоема каждый год в

течение многих лет в одно и то же время в громадном большинстве случаев невыполнимо, в особенности для морских и проходных рыб. Эти рыбы доступны для лова не всегда и не во всех возрастах в одно и то же время и в одном месте. Кроме того, при этом способе работы получается путаница из-за различий в росте рыб, принадлежащих к разным биологическим группировкам. Пользуясь только определениями возраста рыб в разные годы, мы вынуждены сравнивать рост рыб разных поколений — например, двухлеток рождения 1945 г. с трехлетками 1944 г., четырехлетками 1943 г. и т. д., т. е. мы исходим из того положения, что рыбы разных поколений растут одинаково и в одном и том же возрасте имеют одинаковую длину. На самом же деле рыбы в разные годы растут с различной скоростью. Работая с многовозрастными рыбами, мы должны продолжать этим методом одно и то же исследование 10—15—20 лет, т. е. до конца хотя бы одного жизненного цикла рыбы.

IV. Выводы и предложения

Мы считаем необходимым развивать методику «чтения» чешуи и восстановления индивидуальной истории жизни рыбы. Эти исследования должны проводиться с учетом новых запросов и на новой технической основе.

Изучение возраста и роста рыб (в том числе и способом обратных расчислений) имеет громадный теоретический интерес и является неотъемлемой частью исследования динамики численности и состава стад рыб. Имеющаяся методика проверена практикой при определении состояния запасов рыб, составлении прогнозов будущих уловов и в ряде других случаев, причем получены положительные результаты. Отмечаются ошибки обратных расчислений, которые происходят, с одной стороны, из-за несовершенства методики, а с другой — из-за колебания в разные годы соотношений между длиной рыбы и длиной чешуи. На этом последнем положении строит свои критические замечания И. П. Лаптев. Следует отметить, что это же положение было еще в 1913 г. подмечено К. К. Терещенко, который, однако, не отказался от обратных расчислений, а предложил пользоваться эмпирическим поправочным коэффициентом (Терещенко, 1913). Зная ошибки методики, мы пользуемся обычно средними величинами и лишь изредка индивидуальными, когда, например, сравниваем скорость роста рыб из одного улова. При этом мы всегда помним, что возможна ошибка на 1—8%. Если выразить эти проценты в абсолютных величинах, то ошибка оказывается для рыб средних размеров в пределах 1 см, а часто и еще меньше.

В настоящее время уточнение методики изучения возраста и роста рыб особенно необходимо. Многие исследования требуют знания роста в течение года. При этом приходится базироваться на величине последнего прироста в разные месяцы или еще меньшие промежутки времени. Также все чаще бывает нужно определить индивидуальный рост данной рыбы.

Несмотря на наше несогласие с выводами И. П. Лаптева, мы считаем, что появление его статьи заострило вопрос о методике изучения возраста и роста рыб, заставило снова поднять его в печати; следовательно, мы можем ожидать и оживления работы в этом направлении.

Многое еще непонятно в соотношениях роста чешуи и рыбы, так как мы берем только внешние связи, наиболее простые: длину рыбы и соответствующую ей длину чешуи. В то же время мы очень мало знаем морфологию и гистологию растущей чешуи. В этом направлении у нас можно отметить только работы В. И. Певзнер (Pevsner, 1926) и Н. С. Соловьевой (1938), отчасти Д. Ф. Замахаева (1940, 1948, 1951) и Н. И. Чугуновой (1939, 1940).

Пора провести более серьезные наблюдения над ростом чешуи и других объектов, используемых для изучения возраста. Необходимо заняться

морфологией и гистологией растущей чешуи и окружающих ее кожных образований, начиная с момента ее появления. Следует внимательно проследить влияние различных факторов на рост чешуи и соотношение ее роста с ростом рыбы и т. д. При этом должны быть поставлены эксперименты как в природе, так и в лаборатории, использованы многочисленные работы рыбоводов по выращиванию рыб в прудах, рыбоводных хозяйствах, в дельтах рек и в водохранилищах. Не следует забывать о больших возможностях использования мечения. Кроме того, надо привлечь и современную технику, в частности, вероятно, удастся использовать меченые атомы и прижизненные красители.

Надо развернуть исследования по методике изучения прошлой жизни рыб (их роста, созревания и условий обитания) на основе новой экспериментальной, оптической и физико-химической техники. При этом необходимо помнить, что математические вычисления, хотя бы и механическим способом,— только подсобные приемы. Основным является исследование диалектического единства организма с его средой и выявление его приспособительных особенностей (Никольский, 1953).

Литература

Алеев В. Р., 1928. Некоторые данные по биологии беломорской семги, Тр. НИРХ, т. III, вып. 2, М.

Астанин Л. П., 1947. Об определении возраста рыб по костям, Зоол. журн., т. XXVI, вып. 3.

Барач Г. П., 1946. Сравнительно-морфологические исследования чешуи лососевых рыб, Тр. ЗИН АН ГрузССР, т. VI.

Білий М. Д., 1950. Загальни закономірності росту риб, Ін-т гідробіол. АН УРСР, Київ.

Бойко Е. Г., 1951. Методика определения возраста по спилам плавников, Тр. АЗЧЕРНИРО, вып. 15, Симферополь.

Васнецов В. В., 1934. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых, Зоол. журн., т. XIII, вып. 3.— 1946. Дивергенция и адаптация в онтогенезе, там же, т. XXV, вып. 3.— 1947. Рост рыб как адаптация, Бюлл. МОИП, 1.— 1948 (ред.). Сб. «Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития», Изд-во АН СССР, М.— Л.— 1950. Влияние первого года заливания на рыбное население Рыбинского водохранилища, Тр. биол. станции «Борок» АН СССР, вып. 1.— 1953. Этапы развития костистых рыб, Очерки по общим вопросам биологии, Изд-во АН СССР.— 1953а. О закономерностях роста рыб, там же.

Дементьева Т. Ф., 1952. Методика составления прогноза по лещу Северного Каспия, Тр. ВНИРО, т. XXI.— 1952а. Рост рыб в связи с проблемой динамики численности, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 4.— 1953. Закономерности колебаний численности основных промысловых рыб и методы промысловых прогнозов, Тр. Всесоюз. конференции по вопросам рыбн. хоз-ва, Изд-во АН СССР.

Есипов В. К., 1929. К вопросу о зависимости между длиною тела рыбы и ее весом, Тр. Сибирск. науч. рыбохозяйств. станции, т. 3, вып. 3. Красноярск.

Замахаев Д. Ф., 1940. Нерестовые марки на чешуе каспийских сельдей, Тр. ВНИРО, т. XIV.— 1948. Нерестовые отметки, Рыбн. хоз-во, № 9.— 1949. К вопросу о росте малотычинковых проходных сельдей Каспия, Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. 1.— 1949а. Сравнение роста отдельных видов каспийских сельдей, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 6.— 1951. Различие биологических показателей на чешуе с отдельных участков тела сельди, Тр. Мосрыбвтуз, вып. IV, М.

Кагановская С. М., 1937. О достоверности вычислений длины и темпа роста по чешуе с разных частей тела иваси, Изв. ТИНРО, т. 12.

Киселевич К. А., 1923. Возраст и темп роста проходных рыб Волго-Каспийского района, Рыбн. хоз-во, кн. III, М. — 1924. Годовой отчет Астраханской ихтиологической лаборатории за 1923 год, Тр. Астрах. ихтиол. лаборат., т. VI, вып. 1.

Кузьмин А. Г., 1947. Методика определения возраста и роста судака, Докл. ВНИРО, № 10, М.— 1952. Рост и возраст судака Северного Каспия, Тр. Каспийск. бассейн. филиала ВНИРО, т. XII, Астрахань.

Лаптев И. П., 1953. О методах обратного расчисления роста рыб, Тр. Томск. гос. ун-та, т. 125, серия биол., Томск.

Лебедев Н. В., 1946. Элементарные популяции рыб, Зоол. журн., т. XXV, вып. 2.

Ли Р., 1926. Определение роста рыб, Сб. статей по методике определения возраста и роста рыб, Красноярск.

Лукин А. В., 1951. К методике определения темпа роста судака, Тр. Татарск. отд. ВНИОРХ, вып. 6.

Махмудбеков А. А., 1938. Некоторые промыслово-биологические данные по кас-

пийскому пузанку, Тр. I Всекаспийск. науч. рыбохозяйств. конференции, т. 2, М.—Л.— 1947. О созревании различных форм каспийского пузанка, Зоол. журн., т. XXVI, вып. 2.—1949. Каспийский пузанок, Природа, № 9.— 1952. О нерестовых марках на чешуе каспийского пузанка, ДАН СССР, т. 85, № 4.

Миклашевская Е. И., 1953. Рост дунайской сельди. Дунайская сельдь и биологические основы ее промысла, Тр. Ин-та гидробиол. АН УССР, № 28, Киев.

Монастырский Г. Н., 1926. К методике определения роста рыб по измерениям чешуи, Сб. статей по методике определения возраста и роста рыб, Красноярск.— 1930. О методах определения линейного роста рыб по чешуе, Тр. НИРХ, вып. 4, М.— 1934. Инструкция для работ по темпу роста на счетном приборе системы Монастырского, изд. ВНИРО, М.— 1940. Запасы воблы Северного Каспия и методы их оценки, Тр. ВНИРО, т. XI.— 1952. Динамика численности промысловых рыб, там же, т. XXI.

Морозов А. В., 1946. О линейном росте рыб и методах его изучения, Уч. зап. Саратовск. гос. ун-та, т. XVI, вып. 1, биол., Саратов.— 1946а. О цифровых показателях линейного роста рыб, там же.

Никольский Г. В., 1953. О некоторых общих вопросах биологии, Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 58, вып. 2.

Остроумов А. А., 1948. О составе нерестового стада каспийского пузанка Caspialosa caspia (Eichw.), Тр. Волго-Каспийск. науч. рыбохозяйств. станции, т. X, Астрахань.— 1949. Темп полового созревания каспийского пузанка, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 5.

Померанцев Г. П., 1949. К методике обратного расчисления длин и весов рыбы, Тр. Уральск. отд. ВНИОРХ, т. IV, Свердловск.

Пробатов А. Н., 1929. О возрасте аральского сома, Изв. Отд. прикладн. ихтиол. ГИОА, т. IX, вып. 2, Л.

Рабинерсон А. Н., 1929. О применении метода Шмальгаузена определения константы роста к некоторым вопросам ихтиологии, Изв. Отд. прикладн. ихтиол. ГИОА, т. IX, вып. 1, Л.

Редкозубов Ю. Н., 1951. Видоизменение доски Монастырского для обратного расчисления темпа роста рыб по чешуе, Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ, т. III. Петрозаводск.

Семга, ее биология и промысел, Изв. ВНИОРХ, т. XX, Л., 1935.

Сергеева А. И., 1952. Темп полового созревания воблы, Тр. Каспийск. бассейн. филиала ВНИРО, т. XII, Астрахань.

Соловьева Н. С., 1938. Время закладки зимних колец и начала прироста на чешуе сельди в различных районах Баренцова моря, Тр. ПИНРО, вып. 2, М.— Л.

Танасийчук Н. П., 1948. Нерестовые миграции волжской многотычинковой сельди [Caspialosa kessleri volgensis (Berg)], Тр. Волго-Каспийск. научн. рыбохоз. станции, т. X, Астрахань.

Терещенко К. К., 1913. Вобла (Rutilus rutilus caspicus Jok.), ее рост и плодовитость, Тр. Астраханск. ихтиол. лабор., т. III, вып. 2, Астрахань.

Тюрин П. В., 1927. О зависимости между длиной рыбы и ее весом, Тр. Сибирск. ихтиол. лабор., т. II, вып. 3, Красноярск.

Чугунов Н. Л., 1926. Определение возраста и темпа роста рыб по костям, Сб. статей по методике определения возраста и роста рыб, Красноярск.

Чугунова Н. И., 1931. Биология судака Азовского моря, Тр. Азовско-черноморск. н.-промысл. экспедиции, вып. 9, М.— 1939. К методике изучения возраста воблы по чешуе (на основании исследования чешуи меченых рыб), Тр. ВНИРО, т. XI, М.— 1940. Методика изучения возраста большеглазого пузанка [Caspialosa saposhnikovi (Grimm)], там же, т. XIV.— 1951. Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма, там же, т. XVIII.— 1952. Методика изучения возраста и роста рыб, Изд-во «Сов. наука», М.

Шерриф К., 1926. Об определении роста рыб по чешуе, Сб. статей по методике определения возраста и роста рыб, Красноярск.

Шмальгаузен И. И., 1928. О закономерностях роста у животных, Природа, № 9.— 1935. Определение основных понятий и методика исследования роста. Рост животных, Биомедгиз, М.— Л.

Шорыгин А., 1945. Изменения количества и состава бентоса Северного Каспия в 1935—1940 гг., Зоол. журн., т. XXIV, вып. 3.

Blackburn M., 1949. Age, rate of growth, and general life-history of the Australian pilchard (Sardinops neopilchardus) in New South Wales Waters. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Australia, Bull., No. 242, Melbourne.— 1951. «Condition rings» on scales of the European pilchard, Sardina pilchardus (Walbaum), J. du Conseil, vol. XVII, No. 2.

Dannevig A. a. Host, 1931. Sources of error in computing l_1—l_2 etc. from scales taken from different parts of the fish, J. du Conseil, vol. VI, No. 1, Copenhague.

Fage L. et Veillet A., 1938. Sur quelques problèmes biologiques liés à l'étude de la croissance des poissons, Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Cons. Int. pour l'Expl. de la Mer, vol. CVIII, I.

Freidenfelt T., 1922. Undersökningar över Gösens Tillväxt Särskilt i Hjälmaren, Meddeland. f. Kungl. Lantbruksstyrelsen, Nr. 235, Stochholm.

Greenbank J. a. O'Donnel D. J., 1948. Hydraulic presses for making impressions of fish scales, Transactions of the Americ. Fish. Soc., September, 13, 14, 15, New-Jersey.

Hile R., 1948. A nomograph for the computation of the growth of fish from scale measurements, Transactions of the Amer. Fish. Soc.. September, 13, 14, 15. New-Jersey.

Järvi T. a. Menzies W., 1936. The interpretation of the zones on scales of salmon, sea trout and brown trout, Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Cons. Int. pour l'Expl. de la Mer, vol. XCVII.

Jones J. W., 1953. Part I. The scales of roach (Rutilus rutilus), Fish. Invest. Series I, vol. V, No. 7, London.— 1953a. Part II. Age and growth of the trout (Salmo trutta), grayling (Thymallus thymallus), perch (Perca fluviatilis) and roach (Rutilus rutilus) of Llyn Tegid (Bala) and the roach of the river Birket, там же.

Lea E., 1910. On the method used in the herring investigations, Publ. de circonstance du Cons. Int. pour l'Expl. de la Mer, No. 53.— 1913. Further studies concerning the methods of calculating the growth of herrings, там же, No. 66.— 1938. A modification of the formula for calculation of the growth of herring, Rapports et Procès-Verbaux du Cons. Int. pour l'Expl. de la Mer, vol. CVIII, Copenhague.

Lee R. M., 1912. An investigation into the methods of growth-determination in fishes, Publ. de Circonstance du Cons. Int. pour l'Expl. de la Mer, Nr. 63, Copenhagen.— 1920. A review of the methods of age and growth determination in fishes by means of scales, Fish. Invest., Ser. II, vol. 4. No. 2, London.

Meek A., 1916. The scales of the herring and their value as an aid to investigation, Dove Mar. Lab. Rep. N. S., V, Newcastle.

Molander A. R., 1918. Studies in the growth of the herring, Svensk Hydrogr.-Biol. Komm. Skrifter, Gothenburg.

Ottestad Per., 1938. On the relation between the growth of the fish and the growth of the scales, P. I. Rate of Growth, Rapports et Procès-Verbaux des Réunions, vol. CVIII, Cons. Perm. Int. pour l'Expl. de la Mer, Copenhague.

Pevsner V., 1926. Zur Frage über die Struktur und die Entwicklung der Schuppen einiger Knochenfische. Zool. Anzeiger, Bd. 68, H. 11/12.

Rollefsen G., 1934. The cod otolith as a guide to race, sexual development and mortality, Rapports et Procès-Verbaux du Cons. Perm. Int. pour l'Expl. de la Mer, vol. LXXXVIII.— 1935. The spawning zone in cod otoliths and prognosis of stock, Rep. Norw. Fish. a. Mar. Inv., IV, No. 11.

Segerstråle C., 1932. Über die jährlichen Zuwachszonen der Schuppen und Beziehungen zwischen Sommertemperatur und Zuwachs bei Abramis brama sowie einigen anderen Cypriniden in Süd-Finland 1911—1930, Acta Zool. Fennica, 13, Helsingforsiae.— 1933. Über scalimetrische Methoden zur Bestimmung des linearen Wachstums bei Fischen insbesondere bei Leuciscus idus L., Abramis brama L. und Perca fluviatilis L., там же, 15.

Winge O., 1915. On the value of the rings in the scales of the cod as a means of age determination illustrated by marking experiments, Meddel. f. Kom. for Havundersøgelser, Bd. IV, Nr. 8, København.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

НЕРЕСТ СУДАКА В НИЗОВЬЯХ ДЕЛЬТЫ ВОЛГИ

В. С. ТАНАСИЙЧУК и И. К. ВОНОКОВ

Каспийский бассейновый филиал ВНИРО

О нересте судака в южных водоемах в литературе имеется довольно большой материал.

Основные наблюдения проведены на Днепре (Билый, 1952) и на Дону (Сыроватская, 1953; Крыжановский, Дислер и Смирнова, 1953; Михеев, 1953). Установлено, что нерест судака в этих районах происходит в проточных водах с небольшим течением, иногда на значительной глубине (в Днепре — до 4 м, по Билому, 1952; в Дону — до 3 м, по Михееву, 1953). Субстрат, на котором предпочитает откладывать икру судак,— богато разветвленная корневая система ивы, тростника и других растений. При отсутствии растительного субстрата судак строит гнезда в грунте, но выживание икры в таких условиях ниже, чем на растительном субстрате (Сыроватская, 1953).

Изучение мест нереста судака и его экологии позволило исследователям использовать икру естественного нереста судака для зарыбления водоемов (Полтавчук, 1952).

Имеющиеся в литературе данные о нересте судака в Волго-Каспийском районе противоречивы. Л. П. Сабанеев указывает, что в низовьях Волги судак мечет икру «...в устьях, даже в пресноводных морских затонах и култуках, большей частью, однако, в мелких протоках, ериках, ильменях и затонах...» (1892, стр. 42). По А. И. Александрову (1915), судак нерестится в ильменях и полоях, как приморских, так и расположенных в более высоких частях дельты Волги. И. Н. Воеводин указывает, что «места и время нереста судака точно не известны, но по всему видно, что в дельте рр. Волги и Урала нереста не происходит. ...Нерест судака происходит, повидимому, в плёсе между Астраханью и Сталинградом, больше в верхнем конце плёса» (1936, стр. 8). В то же время сотрудники Астраханского государственного заповедника ежегодно наблюдали в конце апреля в некоторых протоках дельты Волги, расположенных в Обжоровском и Дамчикском участках заповедника, судаков, занятых постройкой гнезд.

Таким образом, как данные по экологии нереста судака, полученные в других реках, так и немногочисленные наблюдения в Волге указывают, что судак нерестится в проточных водах дельты Волги, в том числе и в ее низовьях.

В 1953 г. нами велись наблюдения за нерестом судака в протоках Обжоровского участка Астраханского государственного заповедника. Основные наблюдения проводились в р. Малой Судачьей. Это один из протоков дельты, соединяющий две более крупные реки с сильным течением — Полдневую и Большую Судачью. Протяжение его — 1,5 км, ширина — от 8 до 25 м, преобладающая глубина — 1,5 м. В средней своей части р. Малая Судачья образует широкую яму с глубинами в межень до 2,5 м. Грунт жесткий, песчаный, сверху местами заиленный. Течение в апреле — мае слабое, колеблющееся в средней части реки от 4 до 12 см/сек. Берега реки частично поросли тростником, частично покрыты луговыми травами. У берегов растут высокие ивы со свешивающимися в воду дополнительными корнями. Эти корни главным образом и составляли субстрат, на котором судаки устраивали гнезда.

Для выяснения экологии нереста судака по всему течению р. Малой Судачьей были расставлены искусственные гнезда. Гнезда были построены по типу применявшихся на Днепре Н. Д. Билым (1952) и М. А. Полтавчуком (1952). К обручу 50—60 см в диаметре, сделанному из ивы, привязывался капроновой нитью поперечный крепкий ивовый прут. К центру прута подвязывалась веревка, на одном конце которой прикреплялся поплавок, на другом (очень коротком) — кирпич. Просветы обруча заплетались мелкими ветками ивы, составляющими основу гнезда. К этой основе привязывались корневые волоски ивы. Гнездо делалось достаточно густым и крепким. В тех случаях, когда корни были прикреплены недостаточно прочно, судак во время расчистки и подготовки гнезда разметывал корни, и гнездо им не использовалось.

Всего в р. Малой Судачьей было расставлено 69 гнезд. Кроме того, для контроля были выставлены гнезда и в реках с сильным течением (22—70 см/сек): в р. Большой Судачьей — двумя разрезами поперек течения было расставлено 11 гнезд, а в р. Полдневой — вдоль берега 16 гнезд. Все гнезда были расставлены до начала подъема па-

водковых вод — 11—18 апреля. Позднее, когда паводковые воды начали затоплять низины, еще шесть гнезд было поставлено среди затопленных деревьев у входа в ильмень Белужий, сообщавшийся небольшим ериком с р. Малой Судачьей.

Гнезда, установленные в реках с быстрым течением, непрерывно заиливались, и икра судака была обнаружена только в одном гнезде, стоявшем в более затишной зоне, у берега р. Полдневой. Другие гнезда, расставленные в этих реках, использовались только лещом и жерехом. Не наблюдался нерест судака и в ильмене Белужьем. В гнездах, выставленных там, выметывала икру вобла.

Таблица 1

Количество гнезд, в которых была обнаружена икра судака, сроки откладки икры и температура воды в этот период

Дата	Часы наблюдений 7	13	19	Число гнезд с новой икрой	Дата	Часы наблюдений 7	13	19	Число гнезд с новой икрой
	Т-ра воды в °С *					Т-ра воды в °С *			
21.IV	6,8	7,8	7,5	5	30.IV	8,0	9,2	9,2	3
22.IV	6,3	8,0	7,5	1	1.V	8,6	9,4	9,4	0
23.IV	6,2	7,6	7,4	4	2.V	7,7	10,3	10,2	0
24.IV	6,2	6,4	7,4	2	3.V	7,6	7,4	7,4	—
25.IV	7,6	7,0	7,8	5	4.V	6,1	8,2	8,8	4
26.IV	6,4	8,2	7,6	5	5.V	7,4	10,0	9,9	—
27.IV	6,0	7,1	6,9	5	6.V	7,8	—	10,4	0
28.IV	6,0	8,3	8,5	3	7.V	8,2	10,2	11,0	—
29.IV	8,2	11,0	10,3	0	8.V	9,6	9,8	10,2	1

* Температура воды измерялась в средней части протока, где находились гнезда.

Массовый нерест судака наблюдался только в р. Малой Судачьей, где в 38 гнездах из 69 была обнаружена его икра. Кроме того, в этой реке много судаков нерестилось на естественном субстрате, на добавочных корнях ивы. Нерест судака начался 21 апреля, когда икра была обнаружена в пяти гнездах. В последующие дни вновь отложенная икра появлялась то в одном, то в нескольких гнездах (табл. 1).

Таблица 2

Количество гнезд с икрой на разных глубинах

Показатели	Глубина в см 71—100	101—130	131—160	161—190	191—220	221—250	Итого
Общее количество выставленных гнезд	4	18	27	13	7	1	69
Из них с икрой:							
абс.	4	7	19	6	1	1	38
в %	100	38	70	46	14	100	55

Температура в период нереста колебалась от 6 до 11,6°. В период наиболее интенсивного нереста, с 23 по 30 апреля, у берегов реки виднелось много судаков. Мутная вода не позволяла видеть все туловище судака, но почти под каждой ивой в разное время можно было наблюдать один, а то и несколько хвостовых плавников, торчавших над водой.

О глубине, на которой судак выметывает икру, можно судить по размещению икры в гнездах, стоявших на разных глубинах (табл. 2).

Судак нерестился на всех глубинах, встречавшихся в р. Малой Судачьей. Если откинуть крайние глубины, количество наблюдений на которых недостаточно, то наибольшее количество гнезд с икрой было обнаружено на глубине 130—160 см. Помимо искусственных гнезд, наблюдения проводились нами и за нерестом на естественном субстрате. По берегам р. Малой Судачьей росло 68 старых ив. Под каждой из них нами наблюдалась постройка гнезд двумя-тремя судаками. Видеть строящих гнездо и нерестящихся судаков можно лишь в том случае, когда глубина, где судак строит гнездо, равна длине тела судака или меньше ее. Значительное количество судаков нерестилось и на больших глубинах — на ветках затопленных ив, лежавших местами посреди реки, и просто на грунте. Известно, что судак при отсутствии растительного субстрата выкапывает гнездо в грунте. Постройку такого гнезда мы наблюдали в ерике Игнашкине (Обжоровский участок заповедника). Берега ерика заросли камышом, который частично был выжжен. Судак, строящий гнездо частью на корнях выжженного камыша, частью на грунте, был обнаружен на глубине 40 см.

Постройка гнезда судаком продолжается более суток. Так, 24 апреля в 19 час. под ивой, на отмели, незадолго перед этим расчищенной от веток и мусора, был обнаружен судак, медленно вращавшийся по кругу то в одном, то в другом направлении. Хвостовой плавник его высовывался из воды. 25 апреля в 7 час. судак был обнаружен в том же положении. Оставался он там и в 13 и в 15 час. В 19 час. на этом месте были обнаружены уже два судака, хвостовые плавники которых были направлены в противоположные стороны. Судаки медленно вращались то в ту, то в другую сторону. Через час судаков уже не было видно. На месте нереста на корнях ивы было найдено большое количество оплодотворенной икры.

Икра судака покрывала искусственные гнезда сравнительно толстым слоем, особенно в центральной части гнезда. Тем не менее мертвая икра встречалась редко. Для выяснения процента выживания икры нами были взяты пробы из пяти гнезд на стадии подвижного эмбриона (VI этап эмбрионального развития, по С. Г. Крыжановскому) (табл. 3).

Таблица 3

Количество мертвой икры в разных гнездах (в %)

№ гнезда	Число просмотренных икринок	Из них мертвых икринок в %
1	971	2,2
3	700	0
4	909	0,4
6	527	0,5
10	590	0
11-а	315	12,1

Для определения общего количества икры, отложенной на гнездах, одно гнездо было целиком зафиксировано, затем икра очищена с веток, обсушена и взвешена. Просчитывалось количество икры в навеске в 5 г. Кроме того, из пяти гнезд были взяты на просчет определенные площадки. Количество икринок в гнездах колебалось от 229 тыс. до 592 тыс., в среднем 352 тыс.

Судаки, нерестившиеся в р. Малой Судачьей, были крупные. Длина тела их колебалась от 46 до 67 см, средняя длина всех просмотренных судаков составляла 60,4 см, средний вес — 3896 г. Плодовитость колебалась от 487 до 975 тыс., при средней плодовитости в 753 тыс. икринок. Таким образом, среднее количество икринок на гнездо (352 тыс.) составляло всего 47% средней плодовитости нерестившихся судаков.

Расхождение объясняется, видимо, тем, что большое количество икры, выметываемое крупными судаками, не помещалось на гнездах, имевших в диаметре 0,5 м, а попадало за пределы гнезда, на грунт.

В связи с низкими температурами развитие икры шло очень медленно. В гнездах, где икра была отложена 20—21 апреля, развитие ее продолжалось 22 дня. Вылупление личинок началось 13 и закончилось 15 мая. Температура в период развития колебалась от 6 до 16°, а средняя равнялась 9,6°.

Более подробно изучался ход развития икры судака на двух искусственных гнездах, поставленных в р. Малой Судачьей (№ 6 и 10). Развитие икры как в том, так и в другом гнезде шло совершенно одинаково; в табл. 4 мы приводим данные, полученные по гнезду № 10, где икра была обнаружена на более раннем этапе развития.

Таблица 4

Ход инкубации икры судака в р. Малой Судачьей и температурный режим, наблюдавшийся при инкубации

Дата	Т-ра воды в °С			Стадии развития	Этап, по С. Г. Крыжановскому
	7	13	19		
23.IV	6,2	7,6	7,4	32 бластомера	II
24.IV	6,2	6,4	7,4	Бластула	
25.IV	7,6	7,0	7,2	Начало гаструляции	III
26.IV	6,4	8,2	7,6		
27.IV	6,0	7,1	6,9	Гаструла	
28.IV	6,0	8,3	8,5	Начало сегментации	IV
29.IV	8,2	11,0	10,3		
30.IV	8,0	9,2	9,2		
1.V	8,6	9,4	9,4	Отчленение хвостового отдела от желтка	V
2.V	7,7	10,3	10,2		
3.V	7,6	7,4	7,4	Хвост изогнут. Начало вращения зародыша	VI
4.V	6,1	8,2	8,8	Сильное вращение	
5.V	7,4	8,8	9,9		
6.V	7,6	—	10,0	Эмбрион оформлен, но не пигментирован	VII
7.V	8,2	10,2	11,0		
8.V	9,6	9,8	10,2		
9.V	9,2	11,6	11,2		
10.V	10,1	11,2	12,2	Глаза слабо пигментированы	
11.V	10,8	12,0	13,0		
12.V	11,5	12,6	13,4		
13.V	13,2	12,7	13,2	Глаза черные, пигментирована нижняя часть туловища. Начало вылупления	VIII
14.V	12,0	13,8	14,8	Массовое вылупление	

Гнездо № 10 находилось в районе массового нереста судака, на глубине 1,2 м (во время постановки гнезда). Икра судака на этом гнезде была обнаружена 23 апреля в 17 час. Гнездо было густо залеплено икрой. Вся икра находилась на одной стадии развития — 32 бластомер. Гнездо в продолжение всего периода инкубации охранялось судаком. Ежедневно в 17—19 час. из гнезда бралось небольшое количество икры, просматривалось в лаборатории и фиксировалось. Гибели икры за весь период развития не наблюдалось.

16 мая икра на гнезде не обнаружена. Вылупляющиеся эмбрионы были хорошо пигментированы. Рот передне-нижний, грудные плавники подвижны. Эмбрионы могут плавать направленно, желточный пузырь небольшой.

При механическом повреждении оболочки эмбрионы вылупляются преждевременно. Так, 6 мая на VII этапе развития, когда эмбрионы были вполне сформированы, но не имели пигмента и обладали еще большим

желточным мешком, несколько эмбрионов было освобождено от оболочки. Эмбрионы были жизнеспособны.

Механическими повреждениями оболочки икры объясняется, видимо, и раннее появление личинок в р. Малой Судачьей (табл. 5, 10—12 мая).

Таблица 5

Средний улов личинок икорной сетью Расса и средняя длина личинок (в мм) в р. Малой Судачьей

Показатели	10.V	11.V	12.V	13.V	14.V	15.V	16.V
	Число выловленных личинок						
Средний улов сети во время движения	51	48	59	96	221	79	125
Улов на неподвижную сеть (10 мин. лова)	—	—	34	183	238	103	272
Средняя длина личинок в мм	4,6	4,8	5,0	5,1	5,2	5,2	5,4

В то время как вылупление личинок на искусственных гнездах началось, как указывалось, 13 мая, в уловах сети Расса, которую тянули за лодкой, личинки появились 10 мая. Повидимому, во время движения сеть задевала за икру на естественном субстрате, травмировала ее и вызывала вылупление личинок. Более показательны уловы сети Расса, стоявшей на одном месте, куда попадали сносимые течением личинки. Резкое увеличение концентрации личинок в реке совпало с моментом их массового вылупления на гнездах, контролируемых нами (14 мая).

Таблица 6

Вылупление личинок при разных условиях инкубации

Число опытов	Место инкубации	Колебания т-ры за время инкубации	Средн. т-ра в °С	Число градусо-дней	День, на который выклюнулись личинки	% выклева	Состояние личинки
2	У берега р. Полдневой	4,4—15,8	10,0	—	—	0	Вся икра погибла
3	Посредине р. Малой Судачьей	5,8—18,5	10,4	229	19—25	83	Эмбрионы выклюнулись на позднем этапе, пигментированы
2	Естественная инкубация на гнездах	6,0—16,2	9,6	230	22	—	То же
1	Посредине р. Полдневой	6,2—14,8	9,8	162	14—17	96	„ „
2	Лаборатория	8,6—21,1	15,7	133	6—11	97	Эмбрионы не пигментированы
1	Лаборатория	9,2—19,9	14,9	112	7—8	100	То же
1	Лаборатория (на солнце)	9,6—22,5	15,8	87	5—5	100	Все личинки уродливы, быстро погибли

Из икры, инкубировавшейся в низовьях Волги при низких температурах, более низких, чем в Дону (минимальная температура начала нереста на Дону 8,5°; Сыроватская, 1953) и на Днепре (минимальная температура 11°; Билый, 1952), выуплялись крупные, жизнестойкие эмбрионы. При условиях, в которые попадают эмбрионы тотчас после вылупления,

это обстоятельство выгодно для вида. Поэтому термический режим, который обеспечивает вылупление эмбрионов на поздних стадиях развития при высоком проценте выхода эмбрионов из икры, может считаться оптимальным.

Для выяснения оптимального термического режима, а также летальных границ икра судака из р. Малой Судачьей на стадии гаструлы размещалась в сосудах с водой в разных условиях прогрева (табл. 6).

Икра, во время развития которой температура воды падала до 4,4°, погибла. Отмирала она на разных стадиях развития. Единичные икринки развивались очень долго — эмбрионы в них были сформированы и даже пигментированы, но выйти из икры они не смогли и погибли. В опытах, проходивших при более высокой температуре воды (минимальная 5,8°, максимальная 18,6°), развитие икры шло нормально. Общий отход за время развития составил 17%. Все эмбрионы развивались до стадии интенсивно пигментированных глаз, но 13% эмбрионов из икры не вышло.

Оптимальные условия развития наблюдались при температуре воды от 6,2 до 14,8°. При этих температурах высокий процент выклева сочетался с выходом вполне развитых эмбрионов VIII этапа развития (по Крыжановскому, Дислеру и Смирновой, 1953). В этих же температурных пределах шла инкубация икры и на естественных нерестилищах.

Более высокие температуры воды (8,6—21,19°) способствовали ускоренному выходу эмбрионов из икры. Эмбрионы были мелкими, лишенными пигмента, проходившими стадию покоя. Лишь небольшая часть эмбрионов, вышедших из икры в более поздние сроки, имела серый оттенок глаз.

Еще короче был срок инкубации в опыте, проведенном при более высоких температурах воды (максимальная 22,5°). В этом опыте все вылупившиеся из икры эмбрионы были уродливыми и вскоре погибли.

Таким образом, за нижнюю летальную границу для волго-каспийского судака можно принять 4,5—5°, за верхнюю 20—22°, за оптимум — такую температуру, при которой развитие начинается при 6°, все начальные этапы развития проходят при температурах 6—8° и лишь к концу развития температура воды поднимается до 16°.

В связи с тем, что наблюдения проводились нами в низовьях дельты, может возникнуть предположение, что такой ранний нерест характерен только для какой-то локальной группы судаков. Но В. Г. Иванчинов, работавший в Волго-Ахтубинской пойме, отмечает, что «нерест судака протекает, повидимому, в ериках, затонах и, возможно, по берегам самой Ахтубы, так как судак нерестует раньше, чем вода выйдет из ериков и начнет заливать полои». Таким образом, ранний нерест судака характерен не только для низовьев дельты.

Ранний нерест волжского судака — важное биологическое приспособление, определяющее, повидимому, численность поколения.

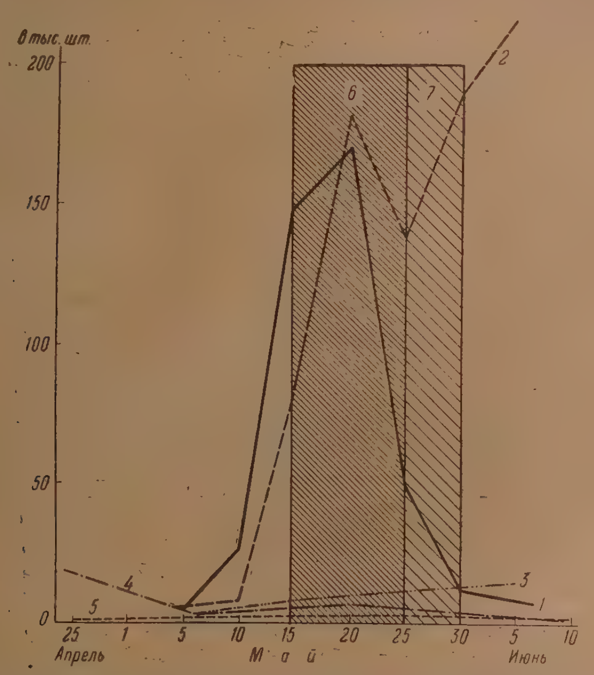
Из работы С. Г. Крыжановского, Н. Н. Дислера и Е. Н. Смирновой (1953) хорошо известно поведение эмбрионов и личинок судака, их пелагический образ жизни. К моменту вылупления эмбрионов, происходящего обычно в первой половине мая, вода заливает полойные площади, и течением личинки заносятся в полойную систему. О величине заноса можно судить хотя бы по выпуску молоди судака из рыбных хозяйств, куда производители попасть не могут. По данным Севкаспрыбвода, в 1952 г. из рыбного хозяйства «Дуданак» было выпущено 23 тыс., из «Бирючка» 47 тыс., из «Клак-Куля» 212 тыс., из «Бахтемира» 752 тыс. мальков судака.

Попадая в полойную систему до начала ее проточности, личинки судака используют первую весеннюю вспышку размножения зоопланктона, т. е. тот момент, когда планктон образует наиболее плотные концентрации.

Из последних работ Д. Н. Логвинович, А. Е. Городничего и Е. А. Фесенко (цитируется по Фесенко, 1953) известно, какое большое значение для личинок судака имеет степень концентрации планктона. При слабой концентрации личинки не могут начать питаться и обречены на гибель.

Условия нагула личинок судака в протоках дельты Волги, в приморских култуках и в авандельте — плохие. Биомасса кормового планктона низкая (см. рисунок).

В то же время в полойной системе к моменту начала активного питания личинок судака начинается бурное развитие зоопланктона и наблюдается его большая концентрация. Переход на хищничество в полойной системе



Плотность кормового планктона (экз/м³) в 1949 г. и характер питания личинок судака в 1954 г. (по Р. П. Матвеевой)

1 — ильмень Горелый (по М. А. Летичевскому, 1953), *2* — ильмень Танатарка (по Р. П. Матвеевой), *3* — р. Кизань, *4* — Архиер. култук, *5* — авандельта Кировского банка, *6* — планктонное питание, *7* — смешанное питание

также обеспечивается густой концентрацией мальков карповых, которая обычно бывает в конце мая в полойной системе.

При отсутствии подходящего корма личинки переходят на вынужденное питание, а иногда заглатывают и неорганические частицы. Так, в кишечниках личинок судака, сносимых р. Василиской, 19 мая мы находили песчинки.

Большая часть стада судака во время нерестового хода высоко поднимается по дельте, заходя в значительном количестве и в Волго-Ахтубинскую пойму. Это дает возможность личинкам, сносимым течением, распределиться по всей полойно-ильменной системе дельты и использовать ее для нагула.

Естественно, что в годы, когда полойная система невелика, условия нагула личинок ухудшаются и выживание их сокращается. Этим объясняется большое соответствие, наблюдающееся между численностью мальков судака в Северном Каспии и высотой и характером паводка (Танасийчук, 1954).

Часть стада судака, которая нерестится в низовьях дельты, при современном состоянии култучной зоны и авандельты находится в неблагоприятных условиях. Планктонный период питания личинок судака не обеспечен, так как концентрация планктона в реке, в култучной зоне и

аванделъте очень низкая. Можно предполагать, что процент выживания этих личинок невелик.

Выращивание хотя бы части личинок судака, которые не могут попасть в полойную систему, в выростных хозяйствах могло бы значительно увеличить процент выживания личинок и в то же время избавило бы рыбоводов от сложной и трудоемкой работы — заготовки производителей.

Нами случайно был проведен опыт по выяснению влияния выдерживания производителей в садках на качество икры. Не вполне еще созревшая самка судака и два самца были посажены в растянутый вентерь без усынка. Вентерь-садок стоял в р. Малой Судачьей на легком течении. Рыбы были посажены 1 мая, а 4 мая самка созрела и выметала часть икры в тот момент, когда ее вынимали из вентеря. Оставшаяся в самке икра была искусственно оплодотворена мокрым способом. К чашке Петри, в которой производилось оплодотворение, приклеилось только 20% икры. Остальная икра потеряла клейкость. В повторном опыте рыбы в садок были посажены 2 мая. Самка созрела 5 мая. Вынута из садка она была очень осторожно. Искусственное оплодотворение показало, что и в этом случае часть икры потеряла клейкость. К субстрату приклеилось 66% всей икры. В то же время икра, взятая для оплодотворения у текучей самки, не содержавшейся предварительно в садке, вся приклеивалась к субстрату.

Среди икры, не приклеивавшейся к субстрату, встречались крупные икринки с жировой каплей, лишенные желтка. Видимо, икра перезревала. Среди личинок, вышедших из оплодотворенной икры, было много уродливых. Отсюда возникает вопрос — не может ли повлиять перевозка производителей судака в прорезях на качество икры? Далее, наши наблюдения показали, что судак во время нереста питался. Выдерживание его без пищи во время заготовки тоже может неблагоприятно сказаться на качестве икры.

Сравнительно малая трудоемкость работ по расстановке искусственных гнезд на местах естественного нереста, простота доставки гнезд с оплодотворенной икрой к выростным хозяйствам, наконец, выход личинок в условиях естественных нерестилищ на позднем этапе развития, а отсюда и большая жизнестойкость личинок — все это заставляет обратить внимание на возможность зарыбления выростных хозяйств оплодотворенной икрой судака.

Опыты получения икры судака на естественных нерестилищах и перевозка ее в водоемы осуществлялись уже и на Дону, и на Днепре. Они дали неплохие результаты. Развитие этих работ рекомендовано в постановлении Киевской зоологической конференции (1953). П. А. Дрягин (1953) перечисляет преимущества этого способа зарыбления водоемов по сравнению со способом зарыбления производителями.

Учитывая особенности экологии нереста волжского судака, необходимо, одновременно с продолжением начатых работ с производителями, разрабатывать и другой метод — использование оплодотворенной икры судака для зарыбления выростных хозяйств. Икру следует собирать на нерестилищах в низовьях дельты, где кормовая база не обеспечивает нормального выживания личинок. Особенно важны эти работы, если учесть, что при зарегулированном стоке полойная система дельты значительно сократится, и хотя судак и будет обеспечен нерестилищами, но его личинки не будут иметь достаточных нагульных площадей.

Литература

Александров А. И., 1915. Общая биология и скат мальков в дельте Волги, Мат. к познанию русск. рыболовства, т. V, вып. 10.

Билый Н. Д., 1952. Нерест днепровского судака и получение его икры при помощи искусственных гнезд, Тр. Ин-та гидробиол., № 27, Киев.

Воеводин И. Н., 1936. Частиковые рыбы. Судак, изд. Науч. пром. разведки, Астрахань.

Дрягин П. А., 1953. О формировании состава рыб в Цимлянском водохранилище в первый год его существования, Рыбн. хоз-во, № 10.
Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. Н., 1953. Эколого-морфологические закономерности развития окуневых рыб, Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 6.
Михеев П. В., 1953. Опыт применения искусственных пловучих нерестилищ в дельте р. Дона, Рыбн. хоз-во, № 7.
Полтавчук М. А., 1952. Опыт перевозки производителей, личинок и икры днепровского судака и некоторые предварительные результаты работы по заселению им замкнутых естественных и искусственных водоемов УССР, Тр. Ин-та гидробиол., № 27, Киев.
Резолюция Республиканской зоологической конференции по проблеме «Фауна УССР и ее преобразование», Изд-во АН УССР, Киев, 1953.
Сабанеев Л. П., 1892. Рыбы России.
Сыроватская Н. И., 1953. Особенности в биологии размножения донского судака и поведение его молоди, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 1.
Танасийчук В. С., 1954. О биологии молоди судака, Вопросы ихтиол., т. III.
Фесенко Е. А., 1953. Питание личинок судака и кормовая база в реке Дон и восточной части Таганрогского залива, ДАН СССР, т. XCIII, № 3.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

О СОСТАВЕ ФАУНЫ И ХОЗЯЙСТВЕННОМ ЗНАЧЕНИИ ПТИЦ В ПОЛЕЗАЩИТНЫХ ЛЕСОНАСАЖДЕНИЯХ

А. С. БУДНИЧЕНКО

Кафедра зоологии и анатомии сельскохозяйственных животных Костромского сельскохозяйственного института

Введение

В решениях январского Пленума ЦК КПСС [1] в целях борьбы за повышение и сохранение урожая указано на необходимость продолжать работу по насаждению и выращиванию полезащитных лесных полос в районах, подверженных засухам и суховеям. В связи с этим значительно возрастают задачи по усилению внимания к вопросам изучения фауны, формирующейся в этих насаждениях, и определения ее хозяйственного значения. Это должно послужить основой для плановой реконструкции фауны в степи с тем, чтобы увеличить здесь состав полезных и хозяйственно выгодных диких животных и одновременно оказать положительное влияние на ограничение численности и массовых вспышек вредителей сельского и лесного хозяйства — насекомых и грызунов.

Учитывая это, мы сосредоточили свое внимание на изучении фауны птиц полезащитных лесонасаждений. Необходимость проведения данной работы диктуется и тем, что вопрос о значении птиц как регуляторов численности вредителей сельского хозяйства, особенно в районах полезащитных насаждений, требует еще дальнейшего изучения. Почти полностью отсутствуют данные по этим вопросам, в частности, относительно районов Предкавказья — Ставропольского края и Ростовской области. Поэтому в последние годы наша работа по изучению фауны птиц полезащитных насаждений проводилась на территории указанных районов.

Настоящая статья посвящена предварительным итогам работы в Ставропольском крае и Ростовской области. Кроме того, сообщаются данные о питании птиц (главным образом насекомоядных) Велико-Анадольского лесничества и Мариупольских полезащитных полос.

Методика и материал

Работа проводилась в пределах Ставропольского края с 1 мая по 1 августа и с 1 сентября по 1 декабря 1948 г., с 1 февраля по 15 июля и с 1 октября по 15 декабря 1949 г., с 15 февраля по 15 августа 1950 г., с 25 мая по 1 июля 1954 г. и в Ростовской области — с 25 июня по 5 августа 1951 г., с 11 по 25 июня 1954 г. Материалы по питанию птиц Велико-Анадольского лесничества и Мариупольских полезащитных полос собирались в 1937—1938 гг.

Основными вопросами нашего исследования были: 1) изучение состава птиц полезащитных насаждений; 2) изучение питания птиц.

Для разрешения этих вопросов мы, помимо многократного учета орнитофауны разновозрастных полезащитных полос, произвели такой же учет птиц на открытых пространствах. Кроме того, мы наблюдали за размножением и сезонным размещением птиц, причем на Ставрополье наблюдения проводились почти во все основные периоды

[1] «Об увеличении производства продуктов животноводства», «Правда» от 2 февраля 1955 г.

года. Для выяснения характера питания производились отстрел, сбор погадок и желудков птиц.

В районах Ставропольского края и Ростовской области (характеристику районов см. ниже) нами была собрана коллекция птиц из 250 экз., добыто более 500 желудков и около 500 погадок. Материалы по питанию птиц Велико-Анадольского лесничества содержат 265 желудков и 1000 погадок (погадки грачей и мелких хищников).

В Ставропольском крае нами ставился опыт по привлечению птиц в полезащитные лесонасаждения. С этой целью выставлялись скворечники и синичники.

Определение птиц (до вида) было проведено на кафедре зоологии и анатомии Костромского сельскохозяйственного института, содержимое желудков (насекомые) было определено С. И. Медведевым, за что мы выражаем ему глубокую признательность. Пользуясь случаем, автор выражает также большую благодарность Г. П. Дементьеву, Н. А. Гладкову и И. Б. Волчанецкому за их ценные указания и советы. Одновременно приношу свою благодарность старшему препаратору кафедры И. К. Щербакову, который принимал весьма активное участие в сборе материалов по данной работе.

Птицы полезащитных насаждений Ставропольского края

Ставропольский край занимает обширнейшую территорию, где особенно отчетливо выражены прежде всего волнистый характер рельефа местности, большое разнообразие почв и бедность древесно-кустарниковой растительности. Более или менее значительные участки лесных массивов находятся лишь в окрестностях Ставрополя, на юго-востоке от Ставрополя, в районе горы Стрижамент и на юге Черкесской автономной области, вдоль долин рр. Урупа, Зеленчука и Кяфара, причем в этих местах обычно располагаются уже горные леса. В состав этих лесных участков входят преимущественно дуб, ясень, граб, бук и клен остролистный. На территории других районов, составляющих значительно бóльшую площадь края, древесно-кустарниковая растительность в большинстве случаев отсутствует.

Климат края — континентальный. В связи с засушливостью его на Ставрополье проведены и продолжают осуществляться большие работы по насаждению полезащитных полос. Только осенью 1954 г. здесь были посажены деревья на площади в 1400 га. Благодаря большим работам по полезащитному лесонасаждению во многих районах края, как, например, в Петровском, Благодарненском, Невинномысском, Ново-Александровском и др., насчитывается уже по нескольку сот гектаров этих насаждений.

В Ставропольском крае нашими исследованиями были охвачены прежде всего все полезащитные полосы в окрестностях г. Ставрополя: 1) лесные полосы Ставропольской селекционной станции, расположенные в 3—4 км к востоку от Ставрополя; 2) лесные полосы колхоза им. Сталина, расположенные в 2—3 км к югу и юго-востоку от Ставрополя, и ряд ближайших лесозащитных полос, расположенных вдоль железнодорожной ветки Ворошиловск (Ставрополь) — Кавказская. Кроме этих, нами были обследованы и дальние полезащитные насаждения, в частности полезащитные полосы Петровской МТС, Невинномысского и Ново-Александровского районов, расположенные в 80—100 км к северо-востоку и юго-западу от Ставрополя.

Всего нами было обследовано около 20 разнотипных полос, общей площадью более 800 га.

Возраст полезащитных полос Ставрополья не превышает 15—20 лет. Ширина полос колеблется от 8—20 до 40 м, длина — от 200 до 5000 м. В состав древесных пород полос входят белая акация, абрикос, гледичия, ясень, клен, изредка дуб, тополь и др. Господствующими породами являются белая акация, абрикос и ясень. В подлеске, который в большинстве случаев редок, встречаются желтая акация, бересклет, бирючина, изредка жимолость, тутовник и боярышник.

На территории полезащитных полос Ставрополья нами уже сейчас было зарегистрировано более 30 видов одних гнездящихся птиц.

К числу этих птиц относятся: славки — серая (Sylvia communis) и черноголовая (S. atricapilla), овсянки — садовая (Emberiza hortulana), обыкновенная (E. citrinella), черноголовая (E. melanocephala); сорокопуты — чернолобый (Lanius minor) и жулан (L. cristatus); зяблик (Fringilla coelebs), зеленушка (Chloris chloris), щегол (Carduelis carduelis), пеночки — весничка (Phylloscopus trochilus) и теньковка (Ph. colybitus), иволга (Oriolus oriolus), мухоловки — серая (Muscicapa striata) и малая (M. parva), сорока (Pica pica) и горлинка (Streptopelia turtur). Изредка гнездятся: славки — садовая (Sylvia borin) и ястребиная (S. nisoria), чечевица (Erythrina erythrina), синица большая (Parus major), горихвостка (Phoenicurus phoenicurus), лесной конек (Anthus trivialis), трясогузка белая (Motacilla alba), удод (Upupa epops), козодой (Caprimulgus europaeus), грач (Corvus frugilegus), овсянка-просянка (Emberiza calan-

dra), кобчик (Erythropus vespertinus), пустельга (Tinnunculus tinnunculus), серая куропатка (Perdix perdix) и коршун черный (Milvus korschun). Гнездятся здесь и нежелательные поселенцы: воробей полевой (Passer montanus), реже домовый (P. domesticus).

В числе гнездящихся птиц наиболее постоянны и многочисленны славка серая, овсянки садовая и черноголовая, сорокопуты — чернолобый и жулан и пеночка-теньковка. Наиболее малочисленными и пока что наиболее редко гнездящимися являются славки садовая и ястребиная, а также горихвостка, синица большая и козодой.

К постоянным и к тому же многочисленным посетителям относятся скворцы (Sturnus vulgaris), реже щурка золотистая (Merops apiaster), кукушка (Cuculus canorus); летом 1950 г. в лесных полосах мы встречали иногда и стайки ласточек (Hirundo rustica). Кроме того, в полезащитных полосах, прилегающих к лесным массивам, в качестве регулярных посетителей встречаются серая ворона (Corvus cornix) и черный дрозд (Turdus merula).

В небольшом числе встречаются птицы на пролете и зимой: на пролете — зяблики, зеленушки, овсянки садовая и черноголовая, затем пеночки, мухоловки, горихвостки и дрозды; зимой — овсянка обыкновенная, щеглы, сорока, синицы большая и лазоревка. Изредка стали встречаться и коноплянки. Последние, будучи оседлыми птицами, залетают сюда, очевидно, из других, соседних мест — лесных массивов, балок, населенных пунктов и т. д.

Летом 1950 г. в полезащитных полосах Петровской МТС нами была отмечена парочка розовых скворцов (Pastor roseus). Поздней осенью того же года (в начале ноября) в районе полезащитных полос Ставропольской селекционной станции были отмечены и добыты еще два ранее не отмеченных вида птиц: зарянка (Erithacus rubecula) и дрозд белозобый (Turdus torquatus). Последние, очевидно, также относятся к числу малочисленных, залетных и пролетных птиц полезащитных насаждений Ставрополья.

Прилет птиц на гнездование начинается в первой половине марта и длится до 10 мая. Первыми прилетают зяблик и скворец, затем, к концу марта,— овсянки и дрозды. В начале апреля появляются мелкие хищники (кобчик и пустельга), вслед за ними — козодой, лесной конек и горихвостка (редкие особи). Во второй половине апреля появляются славки, пеночки и сорокопуты, а в конце апреля и начале мая прилетают уже и все остальные птицы, в частности иволга, кукушка, горлинка и др.

Отлет и пролет начинаются в конце августа и заканчиваются, как правило, в конце октября. Однако иногда, в зависимости от погоды, сроки отлета и пролета птиц растягиваются и на первую половину ноября.

Первыми, т. е. в конце августа и в начале сентября, отлетают иволги, большинство сорокопутов и кукушки. Со второй половины сентября наблюдается отлет горлинки, мелких хищников (кобчик, пустельга), славок, мухоловок и коньков. В конце сентября и первой половине октября начинают отлет и все другие птицы: пеночки, козодой, горихвостка и дрозды. Наконец, в самом конце, во второй половине октября, начинается отлет скворцов, а вслед за ними и зерноядных птиц — зябликов, зеленушек и овсянок.

В полезащитных насаждениях Ставрополья обращает на себя внимание отсутствие соловьев и малочисленность славки садовой, которых нам часто приходилось встречать в полезащитных насаждениях Владимировского и Велико-Анадольского лесничеств. Почти полностью отсутствуют в полезащитных насаждениях Ставрополья такие типичные дуплогнездники, как синицы и скворцы. Малочисленны хищники (кобчик, пустельга и др.), редко встречается здесь большой пестрый дятел, а также колонии грачей.

Отсутствие соловьев и малочисленность славок садовых в полезащитных насаждениях Ставрополья мы объясняем тем, что эти птицы встречаются в малом числе и в естественных биотопах характеризуемой местности (лесных участках, балках, рощах и садах). Что же касается других птиц, то малочисленность их объясняется прежде всего сравнительной молодостью насаждений, а также тем, что во многих случаях существующие типы и конструкции насаждений не соответствуют требованиям птиц. Поэтому создание смешанных типов насаждений, а также приемлемого для птиц подлеска и сохранение умеренного подроста являются важными условиями для более быстрого и полного заселения этих насаждений птицами, в том числе славками — садовой и ястребиной, дроздами, зарянкой, соловьями и др.

Птицы полезащитных насаждений Ростовской области

В Ростовской области только на территории одного Сальского района площадь под полезащитными насаждениями к 1950 г. достигала более 5 тыс. гектаров, а по перспективному плану к 1958 г. площадь этих насаждений будет доведена до 8200 га, что составит 7% по отношению к площади пашни.

В Ростовской области нами были обследованы лесные полезащитные полосы главным образом колхоза им. Сталина и совхоза «Гигант». В колхозе им. Сталина площадь полезащитных полос вместе с приусадебными насаждениями составляет около 400 га, а в совхозе «Гигант» — более 2000 га. Возраст насаждений в обоих случаях различен, в большинстве случаев он равен 15—18 годам, но имеются лесонасаждения, в частности в колхозе им. Сталина, и 20—25-летние, а также и более молодые — 5- и 10-летние.

Расположены эти насаждения, как правило, по границам полей севооборота, на расстоянии 1 км друг от друга; длина полос — от 1 до 10 км, ширина чаще всего равна 20—30 м. Древесный состав смешанный. Главными породами являются белая акация, ясень американский и гледичия, реже дуб. Кроме того, имеются и сопутствующие породы — абрикос, алыча, клен татарский и др. В подлеске — скумпия, акация желтая, реже жимолость, бирючина и боярышник.

В двух указанных хозяйствах в июне — июле было обследовано двух- и трехкратно более половины всей площади насаждений — 1000—1200 га.

В полезащитных полосах совхоза «Гигант» и колхоза им. Сталина нами было зарегистрировано 30 видов гнездящихся птиц. Это прежде всего те же овсянки — садовая, черноголовая и просянка, славки — серая, черноголовая и ястребиная, сорокопуты — чернолобый и жулан, пеночка-теньковка, иволга, перепел, куропатка, удод, горлинка, кукушка, синица большая, мухоловка серая, трясогузки — желтая и белая, чечевица, щегол, воробей полевой, сорока, грач, галка, серая ворона, а из хищников — кобчик, пустельга, изредка коршун и сарыч.

Удалось установить и различия в составе фауны птиц двух обследованных районов. Полезащитные полосы колхоза им. Сталина заселены 30 видами птиц — на шесть видов больше, чем в посадках совхоза «Гигант». Здесь, кроме общих видов, обычно гнездящимися стали трясогузка желтая (Motocilla flava), иволга; изредка славки — черноголовая и ястребиная, овсянка-просянка и коршун черный.

Существенные различия наблюдаются и в численном составе птиц. Плотность поселения птиц в полезащитных насаждениях колхоза им. Сталина также больше, чем в тех же насаждениях совхоза «Гигант» (табл. 1). В лесополосах колхоза им. Сталина регулярно гнездятся и грачи в числе 275—300 пар, сосредоточенных главным образом в двух западных лесополосах — № 5 и 6. Однако совсем недавно (по данным Рашкевича

Таблица 1

Средняя численность птиц на 1 га в сравниваемых лесополосах (непродуваемых) возраста 10—15 лет

№ п/п	Виды птиц*	Число особей на 1 га: в колхозе им. Сталина	в совхозе „Гигант“	Разница в численности
1	Овсянка черноголовая	8,5	6,0	2,5
2	Чернолобый сорокопут	7,0	5,0	2,0
3	Сорокопут-жулан . . .	5,0	3,0	2,0
4	Славка серая	6,0	4,0	2,0
5	Пеночка-теньковка . .	4,0	2,0	2,0
6	Иволга	3,0	1,0	2,0
7	Сорока	3,0	1,5	1,5
	Всего . . .	36,5	22,5	14,0

* Для примера взяты только перечисленные виды птиц.

и Добровольского, 1953) здесь общее число гнездящихся пар достигало почти 2000. Такое резкое сокращение численности грачей в данном районе вызвано продолжающимся неоправданным их уничтожением.

Чаще и в большем числе (хотя также сравнительно в небольшом количестве) на территории лесополос колхоза им. Сталина гнездятся кобчик и пустельга.

Отмеченные различия в составе птиц этих двух прилегающих друг к другу районов объясняются тремя основными причинами: во-первых, более старшим возрастом значительной площади лесонасаждений в колхозе им. Сталина, где, наряду с насаждениями возраста 15—18 лет, имеются и насаждения 22 и 25 лет; во-вторых, лучшим состоянием этих насаждений и уходом за ними и, в-третьих, большим и лучшим развитием подлеска и подроста.

Благодаря этому в лесных полосах колхоза им. Сталина создалась обстановка, уже во многом напоминающая таковую искусственных лесных массивов и дубрав. Здесь — бо́льшая затененность и влажность, более типичная лесная подстилка и т. д. Все это, естественно, отразилось и на заселении описываемых насаждений птицами.

Что касается мелких хищников — кобчика и пустельги, то увеличение численности их здесь, несомненно, объясняется еще и наличием большого числа свободных гнезд врановых — сороки и грача, в которых эти птицы гнездятся.

О некоторых особенностях формирования фауны птиц в районах исследования и их влиянии на изменение состава местной полевой фауны

Одной из важнейших особенностей формирования орнитофауны полезащитных лесонасаждений, в том числе и наших районов исследования, является определенная последовательность в заселении этих насаждений (табл. 2).

Наряду с этим, наблюдаются некоторые различия в составе птиц в зависимости от конструкции полезащитных полос. Наши наблюдения над птицами, в частности в Мариупольских полезащитных полосах (в мае — июне 1938 г.), показывают, что в узких, ажурных полезащитных полосах по сравнению с широкими, плотными гнездится, как правило, значительно меньшее число видов птиц. В указанных лесонасаждениях численность гнездящихся видов обычно не превышает 17—20. Эти полосы меньше

Таблица 2

Сравнительные данные о составе гнездящихся птиц полезащитных насаждений Ставропольского края и Ростовской области

№ п/п	Видовой состав птиц	Полосы до 5 лет		Полосы от 5 до 15 лет				Полосы от 15 до 25 лет								
								Продуваемые (без подлеска и подроста)				Непродуваемые (с подлеском и подростом)				
		Ставропольск. край	Ростов. обл. (Сальский р-н)	Ставропольский край		Ростовск. обл. (Сальский р-н)		Ставропольск. край		Ростовск. обл. (Сальский р-н)		Ставропольск. край			Ростовск. обл. (Сальский р-н)	
		Ставр. селекц. ст. и Петровск. МТС	Совхоз „Гигант“ и колхоз им. Сталина	Ставр. селекц. ст. и ее окрестности	Петровск. МТС	Совхоз „Гигант“	Колхоз им. Сталина	Ставр. селекц. ст. и ее окрестности	Петровск. МТС	Совхоз „Гигант“	Колхоз им. Сталина	Ставр. селекц. ст. и ее окрестности	Петровск. МТС	Невинномысск. и Н.-Александровск. р-ны	Совхоз „Гигант“	Колхоз им. Сталина
1	Emberiza hortulana L.	+++	+++	++++	+++	+++	++++	+++	++	++	+++	++++	+++	++++	+++	++++
2	Sylvia communis Lath.	+++	+++	++++	++++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++++	++++	+++	+++
3	Emberiza melanocephala Scop.	++	+++	+++	++++	+++	++++	++	++	++	++	++++	++++	++++	+++	++++
4	Pica pica L.	+	+	++	++	+++	+++	++	++	++	++	+++	++++	+++	+++	+++
5	Sturnus vulgaris L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
6	Sylvia borin Bodd.	—	—	—	+++	—	—	—	—	—	—	—	+++	—	—	—
7	Luscinia luscinia L.	—	—	++	—	—	—	—	—	—	—	++	—	—	—	—
8	Phylloscopus collybitus Vieill	—	—	+++	+++	++	+++	+	—	—	++	++++	+++	+++	++	+++
9	Erythrina erythrina Pall.	—	—	+++	—	+++	+++	—	—	++	++	+++	—	+++	++	+++
10	Lanius cristatus L.	—	—	+++	+++	+++	++++	+++	++	++	+++	+++	++++	++++	+++	++++
11	Erythropus vespertinus L.	—	—	—	—	++	+++	—	—	—	—	—	—	+++	+++	+++
12	Chloris chloris L.	—	—	+	+	—	—	++	—	—	—	+++	—	—	—	—
13	Fringilla coelebs L.	—	—	+	+	—	—	+++	—	—	—	+++	—	—	—	—
14	Parus major L.	—	—	++	—	++	++	++	—	—	++	+++	—	—	+++	+++
15	Cuculus canorus L.	—	—	++	+	++	+++	+	+	++	++	+++	+++	—	+++	+++
16	Corvus cornix L.	—	—	+	+	+	+	+	+	++	++	++	++	—	++	+++
17	Sylvia atricapilla L.	—	—	++	++	—	—	—	—	—	—	+++	+++	—	—	+++
18	S. nisoria Bechst.	—	—	—	++	—	—	—	—	—	—	—	+++	—	—	++
19	Oriolus oriolus L.	—	—	++	++	—	+++	++	++	—	—	+++	++++	++++	++	+++
20	Passer montanus L.	—	—	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++

Таблица 2 (продолжение)

№ п/п	Видовой состав птиц	Полосы до 5 лет: Ставропольск. край: Ставр. селекц. ст. и Петровская МТС	Полосы до 5 лет: Ростов. обл. (Сальский р-н): Совхоз „Гигант" и колхоз им. Сталина	Полосы от 5 до 15 лет: Ставропольск. край: Ставр. селекц. ст. и ее окрестности	Полосы от 5 до 15 лет: Ставропольск. край: Петровск. МТС	Полосы от 5 до 15 лет: Ростовск. обл. (Сальский р-н): Совхоз „Гигант"	Полосы от 5 до 15 лет: Ростовск. обл. (Сальский р-н): Колхоз им. Сталина	Полосы от 15 до 25 лет: Продуваемые (без подлеска и подроста): Ставропольск. край: Ставр. селекц. ст. и ее окрестности	Полосы от 15 до 25 лет: Продуваемые: Ставропольск. край: Петровск. МТС	Полосы от 15 до 25 лет: Продуваемые: Ростовск. обл. (Сальский р-н): Совхоз „Гигант"	Полосы от 15 до 25 лет: Продуваемые: Ростовск. обл. (Сальский р-н): Колхоз им. Сталина	Полосы от 15 до 25 лет: Непродуваемые (с подлеском и подростом): Ставропольск. край: Ставр. селекц. ст. и ее окрестности	Полосы от 15 до 25 лет: Непродуваемые: Ставропольск. край: Петровск. МТС	Полосы от 15 до 25 лет: Непродуваемые: Ставропольск. край: Невинномысск. и Н.-Александровск. р-ны	Полосы от 15 до 25 лет: Непродуваемые: Ростовск. обл. (Сальский р-н): Совхоз „Гигант"	Полосы от 15 до 25 лет: Непродуваемые: Ростовск. обл. (Сальский р-н): Колхоз им. Сталина
21	Motacilla alba L.	—	—	+++	—	++	+++	++	—	++	++	+++	++	++	+++	+++
22	Lanius minor Gm. . . .	—	—	+++	+++	++	+++	++	—	++	++	+++	++++	++++	+++	++++
23	Perdix perdix L.* . . .	—	—	—	++	++	+++	—	—	—	—	—	+++	+++	+++	+++
24	Carduelis carduelis L. .	—	—	++	—	++	++	+++	++	+++	+++	+++	+++	+++	++	+++
25	Emberiza calandra L. . .	—	—	++	—	++	++	+++	—	++	—	+++	—	—	—	+++
26	E. citrinella L.	—	—	++	—	—	—	++	++	—	—	+++	+++	+++	—	—
27	Coturnix coturnix L.** .	—	—	++	—	++	+++	—	—	—	—	+++	+++	+++	+++	+++
28	Upupa epops L.	—	—	+++	—	+++	+++	+	+	+	—	+++	+++	+++	+++	+++
29	Streptopelia turtur L. .	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+++	+++	++++	+++	++++
30	Muscicapa striata Pall .	—	—	—	—	—	++	++	++	—	—	+++	+++	+++	+++	+++
31	Tinnunculus tinnunculus L.	—	—	—	—	++	+++	++	++	—	—	++	++	+++	++	+++
32	Miscicapa parva Bechst.	—	—	—	—	—	—	++	++	—	—	++	—	—	—	—
33	Motacilla flava L. . . .	—	—	—	—	++	+++	—	—	—	—	—	—	—	++	++++
34	Corvus frugilegus L. . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++++	+++	++++
35	Anthus trivialis L. . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+++	—	+++	—	—
36	Caprimulgus europeus L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	—	—	—
37	Columba palumbus L. .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	—	—	—
38	Phoenicurus phoenicurus L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	—	—	—
39	Turdus merula L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
40	Pastor roseus L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+
41	Hirundo rustica L. . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—

Таблица 2 (Окончание)

№ п/п	Видовой состав птиц	Полосы до 5 лет		Полосы от 5 до 15 лет				Полосы от 15 до 25 лет								
								Продуваемые (без подлеска и подроста)				Непродуваемые (с подлеском и подростом)				
		Ставропольск. край	Ростов. обл. (Сальский р-н)	Ставропольский край		Ростовск. обл. (Сальский р-н)		Ставропольский край		Ростовск. обл. (Сальский р-н)		Ставропольск. край			Ростовск. обл. (Сальский р-н)	
		Ставр. селекц. ст. и Петровск. МТС	Совхоз „Гигант“ и колхоз им. Сталина	Ставр. селекц. ст. и ее окрестности	Петровск. МТС	Совхоз „Гигант“	Колхоз им. Сталина	Ставр. селекц. ст. и ее окрестности	Петровск. МТС	Совхоз „Гигант“	Колхоз им. Сталина	Ставр. селекц. ст. и ее окрестности	Петровск. МТС	Невинномысск. и Н.-Александровск. р-ны	Совхоз „Гигант“	Колхоз им. Сталина**
42	Anthus campestris L. . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
43	Dendrocopus major L. .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
44	Coloeus monedula Fisch	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+++	++	+++
45	Buteo buteo L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
46	Falco cherrug Gray . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	++
47	Milvus korschun L. . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	—	++	+++
48	Merops apiaster Pall . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+	+
	Всего гнездящихся видов	3	3	20	13	20	22	18	12	13	14	32	23	23	26	30
	„ посетителей . .	2	2	4	5	2	2	6	5	2	1	6	2	3	3	3
	Итого . . .	5	5	24	18	22	24	24	17	15	15	38	25	26	29	33

Условные обозначения: „++++“ вид гнездится постоянно и (сравнительно) многочисленно, „+++“ гнездится, но малочисленно, „++“ гнездится, но не регулярно, „+“ только посещает данные насаждения, — вид здесь не встречается.

* По опушкам.

** По опушкам и кустарникам.

широких привлекают птиц и во внегнездовой период. Что же касается общей плотности населения, то здесь наблюдается противоположная картина: в широких полосах по сравнению с узкими плотность бывает значительно меньшей. Так, по нашим подсчетам, в условиях мариупольских полезащитных насаждений средняя плотность птиц в узких полосах достигает 28 особей на 1 га, а в широких — 24. То же самое нами было отмечено и в условиях полезащитных насаждений Ставрополья. Это объясняется, очевидно, неравномерностью распределения птиц по всей площади насаждения. В широких полезащитных полосах главная масса кустарниковых птиц концентрируется преимущественно по опушкам, середина же всегда заселена реже и меньшим числом видов. Подобное явление отмечает И. Б. Волчанецкий (1952).

Таким образом, главнейшими факторами, влияющими на формирование орнитофауны в полезащитных насаждениях, являются возраст, древесный состав и конституция полезащитных полос. Поэтому, проводя работу по полезащитному лесонасаждению, необходимо учитывать и требования птиц, с тем чтобы добиться большей заселенности ими насаждений. Во всех случаях положительное влияние на заселение насаждений птицами оказывают подлесок и подрост. Лесонасаждения без подлеска и подроста заселяются, как правило, позже, с меньшей плотностью и меньшим количеством видов.

Наблюдаются некоторые особенности в составе птиц и в сравниваемых районах (табл. 2). Отметим прежде всего большое сходство в этом составе. Во всех случаях в полосах преобладают кустарниковые виды, причем наиболее массовые и постоянные из них — славки, сорокопуты и овсянки (преимущественно славка серая, сорокопут чернолобый и овсянка садовая). Нередко поселяются грачи, сорока, кобчик, пустельга, иволга. Наряду с этим, наблюдаются и различия. Полезащитные полосы Ставрополья по сравнению с Сальскими (одного возраста) обычно заселены бо́льшим количеством видов. Так, например, в полезащитных полосах Ставропольского края, помимо общих видов, гнездятся — и к тому же в довольно большом числе — зяблик, зеленушка, лесной конек, мухоловка малая, изредка славка садовая, горихвостка, козодой и др.

Эти различия, на наш взгляд, объясняются двумя обстоятельствами: с одной стороны, близостью расположения большинства обследованных лесонасаждений Ставропольского края к естественным лесным массивам, балкам и приусадебным насаждениям и, с другой, еще большей сухостью и неустойчивостью климата Сальских степей.

Что же касается некоторого отличия в составе птиц других сравниваемых районов, то его можно объяснить степенью развития подлеска и подроста, а также местом расположения этих полос.

В полосах возраста от 5 до 15 лет наиболее разнообразный состав птиц отмечен в полезащитных полосах колхоза им. Сталина, Ростовской области (22 вида). Эти полосы отличаются лучше развитыми кронами деревьев, а также и более развитыми подлеском и подростом. Это и является причиной появления здесь ряда новых регулярно гнездящихся птиц — трясогузки желтой, иволги, серой куропатки, перепела, мухоловки серой. Гнездятся здесь кобчик и пустельга, что, повидимому, связано, как было указано выше, с большим числом сорочиных гнезд.

Характерным является и то, что среди насаждений описываемого возраста только в лесных полосах Петровской МТС нами были встречены славки садовая и ястребиная. Этот факт мы объясняем тем, что здесь в полосах в качестве подлеска чаще встречаются плодово-ягодные культуры (шелковица, боярышник и др.).

В другом случае, в непродуваемых полосах возраста 15—25 лет, наиболее многочисленный состав птиц нами отмечен в полезащитных насаждениях Ставропольской селекционной станции (32 вида); наименее многочисленным он оказался в полезащитных полосах Невинномысского райо

на (23 вида). Полезащитные полосы Ставропольской селекционной станции располагаются неподалеку от лесных массивов (на расстоянии от 3 до 5 км). Поэтому здесь встречаются типичные лесные обитатели (зеленушка, зяблик, мухоловка серая, козодой).

Сказанное служит новым доказательством того, что располагающиеся поблизости естественные насаждения, как совершенно справедливо указывали И. Б. Волчанецкий (1940) и Г. П. Дементьев (1949), служат одним из важнейших источников заселения полезащитных полос.

Из приведенных данных видно, что полезащитные лесонасаждения в степи оказывают влияние на состав местной полевой фауны. Если до появления древесно-кустарниковых насаждений здесь, в необлесенной степи, обычно можно было встретить только жаворонков (Alauda arvensis, Melanocorypha calandra, Calandrella brachidactyla, Eremophila alpestris), чеканов (Saxicola torquata, Oenanthe oenanthe), перепела (Coturnix coturnix) и луня полевого (Circus macrourus), то теперь, в облесенных районах, к ним прибавилось еще несколько десятков новых видов птиц, которые до этого не встречались в описываемых краях. В прежних работах автора (Будниченко, 1949), а также в работах И. Б. Волчанецкого (1940, 1950) есть указания о том, что полезащитные лесонасаждения отрицательно влияют на местную (за исключением жаворонка полевого) орнитофауну, в результате чего степные птицы покидают облесенные места. Однако в Ставропольском крае и Ростовской области мы этого не наблюдали, и в общем виде от этого взгляда следует отказаться.

Следовательно, в районах исследования, благодаря полезащитным насаждениям, состав орнитофауны уже сейчас увеличился более чем в четыре раза. Есть все основания утверждать, что с увеличением возраста этих насаждений, если будут приняты соответствующие меры, число видов достигнет 50—55.

Роль орнитофауны полезащитных насаждений в истреблении вредителей сельского хозяйства

Вместе с лесонасаждениями в степи, как известно, появляется большое количество различных вредителей древесных пород. Наряду с этим, лесополосы служат и местом укрытия для многих вредителей сельского хозяйства — насекомых и грызунов (Волчанецкий, 1940, 1950; Мельниченко, 1949, и др.).

Среди вредных насекомых, как показывают наблюдения С. И. Медведева (1950), И. В. Мальцева (1953), Г. И. Чуевой (1950), особенно много встречается хлебных черепашек (Eurygaster maura, E. integriceps, Aelia acuminata), вредных жужелиц (Zabrus tenebrioides, Ophonus calceatus), различных чернотелок (Tentyria taurica, Pedinus femoralis), долгоносиков (Bothynoderes folveicollis, B. punctiventris). Все эти зимующие в лесополосах насекомые, как отмечает И. В. Мальцев, ранней весной разлетаются по полям. Не меньшую угрозу для полей составляют и другие встречающиеся здесь вредители. Поэтому особое значение приобретает вопрос о выяснении роли птиц в борьбе с вредителями сельского хозяйства, в том числе и с теми, которые используют лес как место укрытия (подстилочниками).

Питание насекомоядных птиц

Для изучения питания этих птиц, помимо наблюдений за местами кормежки, нами добывались и их желудки (см. выше). Исследованы желудки скворцов, зябликов, зеленушек, овсянок — садовой, черноголовой и обыкновенной, славок — садовой, серой и черноголовой, сорокопутов — чернолобого и жулана, пеночек — теньковки и веснички, большого пестрого дятла, синицы большой и др. Кроме того, мы наблюдали за грачиными колониями, сороками и куропатками.

Анализ желудков и погадок указанных птиц (погадки грачей) показывает, что в Велико-Анадольском лесничестве и Мариупольских полезащитных полосах птицы связаны в своем питании более чем со 160 видами различных насекомых (Будниченко, 1949). Примерно такое же количество видов насекомых (около 150) истребляют птицы полезащитных насаждений Ставрополья и Ростовской области. Около 80% всего состава этих насекомых — вредители сельского хозяйства.

Особенно часто и притом в большом количестве в желудках птиц встречаются, во-первых, выше перечисленные виды хлебных черепашек, вредных жужелиц, чернотелок и свекловичных долгоносиков. Очень часто встречаются и такие весьма массовые и распространенные вредители полеводства, как итальянская саранча (Calliptamus italicus), жук-кузька (Anisoplia austriaca) и полевой кузька (A. segetum), кукурузный навозник (Pentodon idiota), жук-кравчик (Lethrus apterus), медведка (Gryllotalpa gryllotalpa), степной щелкун (Agriotis gurgistanus), песчаный медляк (Opatrum sabulosum), различные совки, в том числе озимая совка (Euxoa segetum), и многие другие (табл. 3), всего более 300 видов.

Таблица 3

Список
наиболее часто встречаемых вредителей (насекомых и грызунов) в желудках и погадках птиц, населяющих полезащитные лесные полосы Велико-Анадольского лесничества, Ставропольского края и Ростовской области

№ п/п	Видовой состав вредителей	Встречаемость на полевых культурах	Встречаемость на древесных насаждениях
	I. Насекомые		
1	Eurygaster maura L.*	++	—
2	E. integriceps Put.*	++	—
3	Anisoplia austriaca Hrbst.	++	—
4	A. segetum Hrbst.	+	—
5	Bothynoderes punctiventris Germ.	++	—
6	Psalidium maxillosum F.	++	—
7	Tanymecus pilliatis F.	++	+
8	Bothynoderes foveicollis Gebl.	++	—
9	Calliptamus italicus L.	++	—
10	Blaps halophila Fisch.	+	—
11	Pentodon idiota Hrbst.	++	—
12	Zabrus blapoides Creutz.	++	—
13	Lethrus apterus Laxm.	++	—
14	Gryllotalpa gryllotalpa L.	+	+
15	Pedinus femoralis L.*	++	—
16	Agriotis gurgistanus Fold.	++	—
17	Opatrum sabulosum L.	++	—
18	Euxoa segetum Schiff*.	++	—
19	Aphidodea sp.**	++	+
20	Gryllus desertus Pall.	++	+
21	Tettigonia caudata Charp.	++	+
22	Melolontha melolontha L.	—	++
23	M. pectoralis Germ.	—	++
24	Cetonia aurata L.	—	++
25	Lytta visicatoria L.	—	+
26	Epicometis hirta Poda	+	+
27	Forficola auricularia L.	—	++
28	Palomena prasina L.	+	++
29	Euproctis chrysorrhoea L.	—	++
30	Agrilus viridis L.	—	++
31	Malacosoma neustria L.	—	++
32	Ocneria dispar L.	—	++
33	Macrophagon punctum-album L.	—	++
34	Operophthera brumata L.	—	++
35	Lycia hirtaria Cl.	—	++
	II. Млекопитающие***		
1	Mus musculus L.	++	—
2	Apodemus agrarius Pall.	++	—
3	A. silvaticus L.	+	+
4	Microtus arvalis Pall.	+	—
5	Cricetulus migratorius Pall.	+	—

Условные обозначения: „++“ вид встречается очень часто, „+“ сравнительно часто, „—“ вид здесь не встречается.

* Выбираются также из лесной подстилки.
** Остатки, не поддающиеся точному определению.
*** Истребляются главным образом хищными птицами.

Очень важно, что многих из этих вредителей птицы истребляют не только в летнее время, но и зимой. Так, нередко в желудках зимующих птиц в Велико-Анадольском лесничестве, в частности в желудках сорок, дятлов, синиц и дроздов, встречаются названные виды хлебных черепашек, сверчок степной (Gryllus desertus), златогузка (Euproctis chrusorrhoea), гусеницы (семейство Noctuidae) и др.

Многие вредные насекомые, в том числе и перечисленные виды хлебных черепашек, истребляются не только местными оседлыми и гнездящимися птицами — сороками, грачами, соловьями, славками, сорокопутами, овсянками, куропатками, но и пролетными — горихвостками, мухоловками, вьюрками и дроздами.

Особенно много хлебной черепашки истребляют грачи и сороки (Будниченко, 1940, 1950), затем овсянки — садовая и обыкновенная, а в пролетное время — дрозды. В желудках грача в июне и июле мы почти всегда находили до 40—50 экз. вредных черепашек, у сороки — 15—30 экз. Что же касается овсянки садовой, то у нее мы находили в одном желудке до 200 яиц хлебной черепашки.

Огромное количество различных вредителей уничтожают и многие другие поселяющиеся здесь птицы. Так, в желудках овсянки черноголовой нам случалось находить до 700 особей тлей, в желудках трясогузки желтой — до 10 гусениц и больше, а в желудках сорокопута чернолобого, помимо множества различных мелких и крупных жуков, и остатки (шерсть и кости) мышевидных грызунов. Очень часто, примерно в 10—15% случаев, остатки многих мышевидных грызунов мы находили и в желудках сороки и грача. Всего птицами уничтожается около 10 видов млекопитающих.

В Велико-Анадольском лесничестве нам приходилось наблюдать, что грачи, сороки, сорокопуты и ряд других птиц в большом количестве истребляют жука-кузьку. Начиная со второй половины июня, т. е. с момента появления, и вплоть до полного исчезновения этого вредителя (конец июля) указанные птицы истребляют преимущественно этого жука, которым их желудки почти всегда полностью набиты. Весьма важно, что грачи, а также ряд других птиц истребляют этих вредителей не только в период их массового появления, но и тогда, когда они находятся в минимуме. Подтверждением сказанного могут служить наши наблюдения, в частности по Ставропольскому краю. Здесь в 1950 и 1954 гг. жук-кузька встречался очень редко; однако, несмотря на это, в желудках грачей и сорок мы насчитывали, как и во Владимировском (1936 г.) и Велико-Анадольском (1938 г.) лесничествах, где эти вредители встречались в массовом количестве, от 10 до 30 экз. названного жука.

Многих из перечисленных выше вредителей, и прежде всего хлебных черепашек, птицы добывают из лесной подстилки. Особенно большое количество их добывают дрозды — дрозд-деряба (Turdus pilaris), певчий (T. ericetorum), рябинник (T. viscivorus), белобровик (T. musicus), черный (T. merula).

В Велико-Анадольском лесничестве и Мариупольских лесных полосах перечисленные виды дроздов на осеннем пролете оседают тысячными стаями и, как показывают наши наблюдения, целыми полчищами ворошат лесную подстилку, выбирая оттуда всех вредных насекомых, в первую очередь хлебных черепашек. В это время в желудках добытых дроздов мы всегда находили от 5 до 15 экз. названных вредителей.

В Ставропольском крае дрозды на пролете встречаются в меньшем количестве, однако и здесь пролетающие стайки их также оседают в лесополосах и выполняют ту же работу, что и в Велико-Анадольском лесничестве.

Анализ желудков и погадок, добытых в районах наших исследований, показывает, что многие птицы (сороки, иволги, дрозды, синицы, славки, овсянки, сорокопуты и др.) истребляют также и вредителей лесного хозяйства: около 20% всего состава насекомых, встречаемых в же-

лудках птиц, составляют вредители древесно-кустарниковых насаждений.

Наиболее часто встречаются майские хрущи (Melolontha melolontha) и их личинки, зеленая бронзовка (Cetonia aurata), испанская мушка (Lytta visicatoria), оленка (Epicometis hirta), уховертка (Forficula auricularia), древесный клоп (Palomena prasina), кавказский майский хрущ (Melolontha pectoralis), зеленая узкокрылая златка (Agrilus viridis), ясеневый пилильщик (Macrophagon punctum-album), непарный и кольчатый шелкопряды (Ocneria dispar и Malocosoma neustria) и различные пяденицы (Geometridae) (табл. 3).

В 1950 г. мы поставили в полезащитных полосах окрестностей г. Ставрополя опыт по привлечению дуплогнездников-скворцов и синиц. Нами было выставлено 50 скворечниц и 15 синичников. Заселяемость скворечниц скворцами оказалась достаточно высокой — она составила 92%. В синичниках поселилась только синица большая; заселяемость гнезд составила всего 26,6%.

В районах Ставрополя мы также наблюдали неоднократные случаи массового посещения скворцами как полезащитных насаждений, так и лесных массивов. Особенно частые и массовые посещения лесопосадок наблюдались после вылета птенцов — в конце мая и в течение июня и июля. С этого времени скворцы почти полностью переключаются на питание различными вредителями древесных насаждений, а также проникающими в лесонасаждения полевыми вредителями, как-то различными подгрызающими совками (Agriotis sp.), гусеницами клеверной совки (Segetum trifolii) и др.

Но еще чаще и в большом количестве скворцы посещают молодые насаждения — возраста 10—15 лет. В Петровском, Невинномысском и других районах Ставрополья в летние месяцы в таких посадках почти всегда встречались кормящиеся стаи скворцов. Лесонасаждения здесь были поражены лесными пяденицами (Operophtera brumata, Lycia hirtaria) и другими листогрызущими гусеницами, и скворцы в массе их уничтожали.

Особенно большое количество насекомых истребляют птицы во время выкармливания птенцов: вскрытые в этот период желудки почти всегда переполнены различными жуками, гусеницами и другой животной пищей.

Таким образом, результаты наших исследований показывают, что поселяющиеся в полезащитных насаждениях насекомоядные птицы, а также и ряд всеядных птиц, как, например, сорока и грачи, поедают в огромном количестве различных, в том числе и массовых, вредителей сельского хозяйства — насекомых и отчасти грызунов.

Нельзя не отметить того, что грачи иногда приносят довольно значительный вред лесным посадкам: они загрязняют своим пометом подлесок и травянистый покров в лесу, что нам приходилось наблюдать, в частности, в лесополосах Ново-Александровского района, Ставропольского края. Здесь в одной из лесополос колхоза им. Ленина, расположенной на северо-восток от станицы Ново-Александровка, поселилась на 7 км лесополосы особенно большая колония грачей — до 350 гнездящихся пар. В подобных случаях в целях предотвращения вредной деятельности грачей, которая к тому же возрастает по мере увеличения их колоний, на наш взгляд, необходимо частичное ограничение численности этих птиц. Эту меру следует осуществлять посредством снимания части гнезд в период начала гнездования. Тогда часть поселенцев сама по себе вынуждена будет перекочевать к новым, еще не занятым ими, местам гнездований.

Питание хищных птиц

Выше мы отмечали, что в лесополосах Ставропольского края и Ростовской области (обычно в самых старых) охотно поселяются и хищные птицы. Таковы кобчик, пустельга, канюк, коршун черный. А в Велико-Анадольском лесничестве и Мариупольских полезащитных полосах, кро-

ме перечисленных видов, в качестве гнездящихся хищников нами (Будниченко, 1949) были отмечены ушастая сова (Asio otus), сова болотная (A. flammeus), сплюшка (Otus scops), изредка балабан (Falco cherrug) и чеглок (Falco subbuteo). В районах наших исследований наиболее многочисленны и обычны кобчик и пустельга.

Материалы по питанию большинства названных птиц (по Владимировскому лесничеству) мы опубликовали в 1950 г. Наблюдения за питанием хищных птиц в условиях Велико-Анадольского лесничества и лесных полос Ставропольского края, а также Ростовской области подтверждают предыдущие наши данные о том, что эти птицы в условиях полезащитных насаждений истребляют множество различных вредителей сельского хозяйства. Достаточно сказать, что на территории районов исследования только кобчики поедают более 120 видов различных насекомых. Большинство этих насекомых — вредители сельского хозяйства. Особенно часто, и притом в большом количестве, в желудках хищных птиц встречаются жук-кузька, хлебные черепашки, свекловичные долгоносики, итальянская саранча, кукурузный навозник, апрельский хрущ, золотая бронзовка и многие другие.

Кроме того, эти птицы уничтожают и многих мышевидных грызунов, иногда молодых сусликов (пустельга). В условиях Велико-Анадольского лесничества в желудках хищников, особенно пустельги и сов, нам почти всегда (в 85—90% случаев) удавалось находить мышей. Многочисленные остатки их встречались в погадках.

Все это позволяет заключить, что хищные птицы в условиях полезащитного насаждения должны рассматриваться не только в качестве своеобразного биологического индикатора, позволяющего определять ход изменений численного состава мышевидных грызунов, о чем пишет А. Н. Мельниченко (1949), но и в качестве важного биологического фактора борьбы с мышевидными грызунами.

К вопросу об охране и привлечении птиц в полезащитные насаждения

В настоящее время одной из важнейших задач является привлечение птиц в полезащитные насаждения. Одновременно с этим должны быть приняты и самые решительные меры по охране птиц (за исключением безусловно вредных в таких насаждениях). Помимо создания и выращивания соответствующих лесополос, необходимо насаждать и сохранять подлесок и умеренный подрост; при этом в подборе пород кустарника (подлеска), как совершенно справедливо указывают многие авторы, обязательно должны быть и ягодные культуры. Последние будут служить одним из важных видов подкормки птиц, особенно тех, которые, останавливаясь на пролете (овсянки, дрозды, зяблики, иволги и др.), также в большом количестве истребляют различных вредителей, в том числе и тех, которые используют лесонасаждения как место укрытия и перезимовки.

В полезащитных лесонасаждениях Велико-Анадольского лесничества и Ставропольского края мы провели учет и обследования дуплистых деревьев. Обследования показали, что дупла в этих насаждениях встречаются редко, однако все они, как правило, бывают заняты дуплогнездниками — синицами, скворцами, а в ряде случаев и мухоловками — серой и малой. Поэтому в целях привлечения этих птиц крайне желательно в насаждениях оставлять и дуплистые деревья. Ту же мысль высказывают и другие авторы — И. Б. Волчанецкий (1940), Н. А. Гладков (1949). Кроме того, для привлечения птиц-дуплогнездников следует повсеместно в плановом порядке организовать развеску в полезащитных насаждениях и искусственных гнездовий — дуплянок, скворечников и синичников.

Наши наблюдения, а также наблюдения ряда других авторов весьма убедительно подтверждают, что в условиях засушливой степи птицы испытывают острый недостаток в местах водопоя. Следовательно, в общий

комплекс мероприятий по охране и привлечению птиц в районы полезащитного насаждения необходимо включить и меры по обеспечению их водой. С этой целью, помимо включения в состав подлеска плодово-ягодных культур, было бы правильным сооружение упрощенных, небольших водохранилищ, либо устройство артезианских скважин. На необходимость устройства подобных «нехитрых» сооружений указывают также Е. М. Воронцов (1947) и Е. П. Спангенберг (1949).

В этих же целях следует всячески охранять и местных птиц (обитателей садов, парков, балок и кустарников), которые служат одним из важнейших источников заселения и обогащения искусственных лесонасаждений — древесных массивов и полезащитных полос. Кроме того, в зимних условиях, особенно в гололедицу и при высоких снежных покровах, следует организовать подкормку птиц, что, к сожалению, практикуется еще очень мало.

Что касается хищных птиц (кобчика и пустельги), то с целью их привлечения необходимо сохранять достаточное количество гнезд врановых птиц, а также сооружать различного рода присады. Следует также широко использовать опыт по привлечению полезных хищных птиц путем устройства специально для них в развилках деревьев искусственных гнездовий из хвороста и сухого растительного материала. Применивший это в Белоруссии С. С. Фолитарек (1950) пишет, что «число гнездящихся хищников увеличилось на 70%, несмотря на имевшее место падение численности грызунов».

Очень важным компонентом формирующейся фауны полезащитных полос является и серая куропатка. Она, как показывают наши исследования (Будниченко, 1950), также может быть использована для борьбы с вредителями сельского хозяйства. Поэтому должны быть приняты самые энергичные меры и по увеличению численности этой птицы. Мы, как и Е. П. Спангенберг (1949), считаем, что с целью увеличения численности куропатки в районах полезащитных насаждений необходимо, во-первых, полностью запретить охоту на серых куропаток и, во-вторых, организовать их зимнюю подкормку. Соблюдение этих двух требований, на наш взгляд, обеспечит увеличение численности куропаток в такой степени, что они смогут оказать ощутимую пользу нашему социалистическому сельскому хозяйству.

Наконец, мы считаем, что для обеспечения надлежащей охраны и привлечения птиц в полезащитные насаждения и вместе с тем достижения большей сохранности самих лесонасаждений нужно организовать должным образом службу учета и охраны птиц в этих районах. Необходимо издание правительственного постановления по этому вопросу. Очень важно, чтобы этим постановлением не только было предусмотрено проведение в жизнь указанных мероприятий, но и объявлено, что все имеющиеся и создаваемые искусственные лесонасаждения (лесные массивы и полезащитные полосы), и в первую очередь такие лесничества как Велико-Анадольское (Сталинская область), Владимировское (Херсонская область) и им подобные, которые представляют ценнейшие памятники степного лесоразведения, являются заповедными местами. Необходимо также запретить производство тех или иных работ, связанных с уходом за насаждениями, в гнездовой период птиц — с 25 апреля по 25 июля. На необходимость этого указывают и И. Б. Волчанецкий и С. И. Медведев (1950).

Выводы

1. В полезащитных лесонасаждениях особое значение как истребители насекомых и млекопитающих — вредителей сельского хозяйства — приобретают поселяющиеся здесь птицы.

2. В полезащитных полосах Ставропольского края и Ростовской области, несмотря на сравнительную их молодость (возраст до 25 лет), было

зарегистрировано более 40 видов гнездящихся птиц. Нет сомнения, что с ростом этих полос, особенно при активном вмешательстве в формирование их, состав и численность птиц и здесь намного возрастут.

3. Состав птиц в указанных районах исследования обладает большим сходством. Во всех случаях наиболее многочисленными и постоянными видами являются птицы лесо-полевого комплекса: овсянки — садовая и черноголовая, сорокопуты — чернолобый и жулан и славка серая; довольно постоянны и нередко многочисленны грач, сорока, кобчик, пустельга, иволга, трясогузка желтая, горлинка, а также — в зависимости от местности — зяблик, овсянка обыкновенная, славка черноголовая и другие виды.

4. Главнейшими факторами, влияющими на формирование орнитофауны в полезащитных насаждениях, являются возраст, состав древесных пород и конструкция лесополос.

5. Анализ желудков и погадок птиц, а также наблюдения показывают, что птицы в районах наших исследований (Велико-Анадольское лесничество, полезащитные лесные полосы Ставропольского края и Ростовской области) поедают более 300 видов насекомых; это составляет почти половину всего видового состава насекомых, встречающихся в этих районах.

6. Из указанного числа истребляемых птицами насекомых 80% составляют вредители сельского хозяйства и древесно-кустарниковых (полезащитных) насаждений. Особенно часто и притом в большом количестве встречаются в желудках птиц итальянская саранча, хлебные черепашки, жук-кузька, свекловичные долгоносики, медведка, хлебная и просяная жужелицы, различные совки, в том числе и озимая, усачи, зеленая бронзовка, майские хрущи, пилильщики, златки, лесные пяденицы и многие другие.

7. Формирующаяся в полезащитных насаждениях орнитофауна является одним из очень важных биологических факторов борьбы с массовыми вредителями сельского и лесного хозяйства — насекомыми и грызунами.

8. Необходимо принять все меры по охране и привлечению птиц в полезащитные лесонасаждения. Необходимо также объявить Велико-Анадольское и Владимировское лесничества и им подобные, являющиеся одним из важных источников заселения создаваемых молодых полезащитных лесополос и вместе с тем представляющие ценнейшие памятники степного лесоразведения, заповедными местами.

Литература

Аверин В. Г., 1941. О мероприятиях по обогащению свекловичных полей полезной дикой птицей, Зап. Харьковск. с.-х. ин-та, т. III, вып. 1—2.

Аверин Ю. В., 1953. Вредные и полезные позвоночные животные древесно-кустарниковых насаждений Крыма, Тр. Крымск. филиала АН СССР, т. 3, вып. 2.

Будниченко А. С., 1940. К вопросу о значении грача в агромелиоративных насаждениях, Тр. ХЗБИ, т. 8—9.— 1949. Экологический очерк птиц Велико-Анадольского лесничества, Тр. Ставропольск. пед. ин-та, вып. 5.— 1950. К экологии и хозяйственному значению кобчика и других птиц в полезащитных лесонасаждениях, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 2.

Васильчук А. Н., 1815. Опыт привлечения птиц в искусственные гнездовья, Тр. по лесн. опытн. делу в России, вып. LV.

Волчанецкий И. Б., 1940. Основные черты формирования фауны агромелиоративных лесонасаждений степной полосы Украины, Тр. ХЗБИ, т. 8—9.— 1952. О формировании фауны птиц и млекопитающих молодых лесозащитных полос в засушливых районах левобережной Украины, Тр. Н.-иссл. ин-та биол. Харьковск. гос. ун-та, т. 16.

Волчанецкий И. Б. и Медведев С. И., 1950. К вопросу о формировании фауны полезащитных полос, Тр. Н.-иссл. ин-та биол. Харьковск. гос. ун-та, т. 14—15.

Воронцов Е. М., 1947. Материалы по орнитофауне лесных посадок степной полосы Украины, Уч. зап. Горьковск. гос. ун-та.

Гладков Н. А., 1949. Некоторые задачи орнитологии в связи с полезащитным лесонасаждением, Бюлл. МОИП, т. IV, 6.— 1949а. О заселении птицами лесных поле-

защитных полос на юго-востоке Европейской части СССР, Охрана природы, т. 7.— 1952. О птичьем населении изолированных колхозных лесных полос, там же, вып. 15.— 1953. Хозяйственное значение диких птиц и методы его определения, Сб. докл. Орнитол. конференции, Изд-во АН Латвийск. ССР.

Дементьев Г. П. и Гладков Н. А., 1951—1954. Птицы СССР, т. I—VI, М.

Дементьев Г. П. и Спангенберг Е. П., 1949. Некоторые экологические проблемы, связанные с заселением птицами полезащитных насаждений, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 4.

Кадочников Н. П., 1953. О взаимоотношениях хищных птиц и общественной полевки в степном Азербайджане, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 6.

Мальцев И. В., 1953. Вредные и полезные насекомые лесонасаждений степного Крыма, Тр. Крымск. филиала АН СССР, т. III, вып. 2.

Мельниченко А. Н., 1949. Полезащитные полосы и размножение животных, полезных и вредных для сельского хозяйства, МОИП.

Михеев А. В., 1953. О плотности населения насекомоядных птиц в связи с привлечением в лесные насаждения, Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та, т. XXIV.

Новиков Г. А., 1953. Роль позвоночных животных в жизни леса, Животный мир СССР, т. IV, М.— Л.

Павловский Е. Н. и Штейнберг Д. М., 1950. Совещание по борьбе с вредителями и болезнями лесных полезащитных полос, Вестн. АН СССР, т. 4.

Померанцев Д. В. и Шевырев И. Я., 1910. Значение насекомоядных птиц в лесу и в степи, Тр. по лесн. опытн. делу в России, вып. XXIV.

Рашкевич Н. А. и Добровольский Б. В., 1953. Об экологии и значении грача в условиях хозяйства, освоившего травопольную систему земледелия, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 6.

Спангенберг Е. П., 1949. Авифауна реки Иловли как источник заселения полезащитных насаждений, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 6.— 1949а. Птицы полезащитных лесонасаждений, изд. МОИП, М.

Таращук В. И., 1953. Птицы полезащитных насаждений, Изд-во АН УССР, Киев.

Фолитарек С. С., 1950. Привлечение полезных хищных птиц путем устройства искусственных гнезд как метод борьбы с грызунами, II Экол. конференция, тез. докл., ч. 2, Киев.

Формозов А. Н., Осмоловская В. И. и Благосклонов К. Н., 1950. Птицы и вредители леса, изд. МОИП, М.

Чуева Г. И., 1950. К экологии вредной черепашки в условиях полезащитных полос, Тр. Н.-иссл. ин-та биол. ХГУ, т. 14—15.

Штейнберг Д. М., 1950. Массовые виды насекомых и грызунов как возможные вредители лесных полезащитных полос, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 1.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

К ВОПРОСУ ОБ ИСТОРИИ И ПУТЯХ РАССЕЛЕНИЯ ПАСЮКОВ (RATTUS NORVEGICUS NORVEGICUS BERKEN.) В ПРЕДЕЛАХ СССР

Д. С. АЙЗЕНШТАДТ

Санитарно-эпидемиологический отряд

Вопрос о центре происхождения и путях расселения пасюка (Rattus norvegicus norvegicus Berken.) до сего времени остается спорным.

Впервые определенное мнение по этому вопросу высказал Н. Ф. Кащенко в 1912 г. Родиной пасюка Н. Ф. Кащенко считал густо населенные приморские страны Восточной Азии, откуда «пасюк распространялся двумя способами: с одной стороны, путем медленного расселения по суше в прилежащие страны, а с другой стороны, сравнительно недавно, именно со времени оживления морских коммерческих сношений густо населенной Азии с Европой — также путем и сравнительно очень быстрого переселения на судах. Из приморских пунктов он опять-таки стал расселяться по суше».

В монографиях и отдельных работах, опубликованных за последние 40 лет, обычно излагалась гипотеза Н. Ф. Кащенко с некоторыми дополнениями и изменениями (Дукельская, 1947; Колосов, 1945; Кучерук, 1946; Кузякин, 1951).

По А. И. Аргиропуло (1940), серая крыса, распространившись из стран Восточной Азии, заселила Индию. В Европу она, повидимому, попала именно из Индии. Б. С. Виноградов и И. М. Громов (1952) считают, что типичная форма пасюка, родина которого точно не установлена (предположительно Южный Китай, где есть виды крыс, близкие к пасюку), распространена в настоящее время по всему земному шару.

В руководствах по дератизации Я. Л. Окуневского (1936), Х. Д. Архипианца (1939) и П. Н. Никитина (1949) вопрос о родине пасюков и путях их расселения изложен в крайне извращенном и запутанном виде. А ведь именно этими руководствами пользуются широкие массы практических работников!

Основной причиной путаницы было ошибочно понятое замечание П. С. Палласа (1811) о переселении крыс у Астрахани, некритичное переписывание которого продолжается более 100 лет. Только недавно Б. М. Житков (1944) показал абсурдность утверждения, что родиной пасюков является Закаспий, и обратил внимание на колонии «диких» пасюков, обитающих на юге Европейской части СССР. Однако Б. М. Житков не остановился на вопросе о родине европейского пасюка.

Первым выдвинул теорию автохтонности пасюка в Европе Н. К. Верещагин (1947, 1949). Вопрос о родине пасюка Н. К. Верещагин рассматривает в связи с происхождением черной крысы (Rattus rattus L.). Он пришел к выводу, что закавказские дикие популяции черных крыс, а вероятно, и пасюков являются реликтами третичного периода. Позже Н. К. Верещагин (1952) ревизовал свои взгляды и стал считать черную крысу доледниковым видом в Закавказье, а пасюка — послеледниковым (голоценовым) вселенцем из более южных широт.

В настоящее время накопилось значительное количество фактов, говорящих о том, что и пасюк (R. n. norvegicus Berken.) является древним видом в фауне юга Европы. Перейдем к рассмотрению этих фактов.

I. Палеонтологические данные

Из-за предвзятого мнения, что остатки крыс попадали в соответствующие слои только случайно (вторично), находки их обычно не исследовались. Так, например, А. И. Аргиропуло (1940), указав, что крысы рода Rattus известны из плиоцена и плейстоцена Средиземноморья, сомневается в видовой принадлежности этих остатков. Кроме того, пишет он, грызуны могли случайно попасть в разные стратиграфические горизонты.

Костные остатки пасюков обнаружены неоднократно в пещерных отложениях Западной Европы. Вольф (B. Wolf, 1938) указывает находки их в 11 пещерах, преимущественно на побережье Средиземного моря. Находки пасюков помещают вместе с послеледниковыми и с домашними животными, т. е. животными времен неолита и более поздними. Следовательно, крысы, найденные в пещерных отложениях Западной Европы, имеют голоценовый возраст.

У Н. К. Верещагина (1952) приведено сообщение М. В. Павловой о находке в лёссовидной толще и конгломератах Змейского хребта в Центральном Предкавказье остатков грызуна, близкого к крысе Rattus (?). Находка датируется апшероном (верхний плиоцен).

П. О. Бурчак-Абрамович нашел остатки крысы Cf. Rattus в слоях неолитических культур на Украине (Трипольская культура в Киеве). Н. К. Верещагин (1952) находил на Кавказе остатки пасюков в погадках филина, древность которых определена им в несколько столетий. Остатки пасюков были найдены в следующих районах: Ставропольская возвышенность, Пятигорье, ущелье Фиаг-Дона в Северной Осетии, некоторые пещеры в Имеретии.

В настоящее время можно считать окончательно доказанным (Верещагин, 1949, 1952), что черная крыса в Южной Европе является представителем местной фауны и живет с конца третичного периода в тех местах, где есть третичные реликты растительного мира.

Более влаголюбивый пасюк оказался, повидимому, менее стойким в период похолоданий и оледенений. Этим можно объяснить «отставание» пасюка от черной крысы во времени заселения более северных широт. На юге Европы пасюк появился задолго до нашей эры, еще во времена неолита, из южных областей.

II. Археологические данные

Наиболее древние остатки пасюка обнаружены Н. К. Верещагиным (1952) в слоях позднего средневековья — XV—XVI вв. н. э. при раскопках во дворе дворца Ширван-шахов в Баку. Но Верещагин считает, что крысы могли попасть в эти слои по расщелинам кладки и дымоходам.

И. Г. Пидопличко (личное сообщение) нашел в Киевско-Михайловском монастыре остатки пасюка, которые он относит к XVII в. Одновременно И. Г. Пидопличко писал, что остатки пасюка были найдены при раскопках археологических памятников, в частности некоторых городищ, но они не исследовались подробно, так как считалось, что крысы проникли в культурный слой в недавнее время.

Касаясь судьбы костных остатков животных при археологических раскопках, В. И. Цалкин (1954) указывает, что большинство дореволюционных археологов вообще игнорировало костный материал, не придавая значения его изучению и отбрасывая его как балласт.

На остатки крыс и ныне обращают недостаточное внимание, а предвзятое мнение о вторичном вхождении их в соответствующие слои мешает правильной оценке находок. В то же время надо полагать, что пасюк, ввиду своей плотоядности, приспособился к существованию за счет человека на самых ранних ступенях развития последнего (охота, рыболовство). Черная крыса и зерноядные мыши стали, вероятно, нахлебниками человека значительно позже — в период развития земледелия и перехода людей к оседлому образу жизни.

III. Древние литературные данные

Обычно появление пасюков в Европе датируется началом XVIII в. Б. М. Житков (1944) считал, что годы появления пасюков в Европе, установленные европейскими специалистами, основаны на случайных сообщениях и имеют малую долю достоверности.

Наиболее древнее литературное указание об опасных крупных мышах, вредящих посевам и обгрызающих ветви деревьев в области Каспия, принадлежит Элиану (III в. н. э.): «Мыши, составляющие местное зло у Каспиев, величиной бывают не меньше египетских ихневмонов» (цитировано по Н. К. Верещагину).

Два указания приведены Б. М. Житковым (1944): в сочинении Джонстона (1657) изображены рядом черная крыса и пасюк; некий Стикель, находясь в зимнем военном лагере (1573 г.), описывает в своем дневнике появление в землянках крыс «больше наших (черных) и коричневого цвета».

IV. Морфолого-систематические данные

Род Rattus проходил эволюцию в тропическом и субтропическом климате. Об этом свидетельствует ряд морфологических черт современных видов, на которые обратил внимание А. Н. Формозов (1945): голые, легко отмораживаемые лапы, длинный голый хвост и уши, а также обилие родственных форм в Юго-Восточной Азии.

Типичная западная форма R. n. norvegicus Berken. отличается существенными морфологическими признаками от дальневосточного пасюка (Rattus norvegicus caraco Pall.), которого многие считают исходной формой.

Дальневосточный пасюк отличается от западного меньшей величиной тела, ступня у него длиннее голени, хвост более короткий (72% длины тела), сосков обычно десять, вес — до 250 г. Европейский пасюк значительно крупнее, вес — до 500 г и более, ступня и голень равной величины, хвост относительно длиннее (82% длины тела), сосков 12, иногда и больше. Краниологические отличия, как известно, также значительны.

Каждый из этих видов крыс имеет своих специфических эктопаразитов: дальневосточный пасюк — блоху Ceratophyllus anisus Roths и гамазового клеща Echinolaelaps caraco Lange; европейский пасюк — блоху C. fasciatus Bosc. и гамазового клеща E. echidninus Berlese.

Г. Н. Львов выделил колхидского пасюка в особый подвид — Rattus norvegicus argonauta Lvov (1950).

V. Зоогеографические и экологические данные

В Америке и на большинстве архипелагов и островов, куда были завезены крысы с развитием мореплавания, обитают формы, близкие именно к R. n. norvegicus Berken. Кроме того, на судах, даже в дальневосточных водах, пасюк-карако не встречается (Колосов, 1945), а обитает только европейский пасюк. Приведенные доказательства, а также факт круглогодичного обитания пасюка на юге вне связи с человеком говорят о том, что он является древним видом фауны юга Европы.

Твердо установившееся мнение о привязанности пасюка к жилью человека было за последние годы опровергнуто. Оказалось, что европейские пасюки, так же как и дальневосточный подвид, круглый год обитают в природных биотопах, заселяя главным образом берега водоемов. Б. М. Житков (1944) первым обратил внимание зоологов и эпидемиологов на существование колоний дикоживущих пасюков на юге СССР.

Дикоживущие пасюки были за последнее время довольно тщательно изучены: в болотах Закавказья — Н. К. Верещагиным (1947, 1949, 1952) и Г. Н. Львовым (1949), в дельте Волги — Г. А. Кондрашкиным (1949) и в дельте Дона — М. Г. Яковлевым (1949).

С 1948 г. нами проводятся систематические наблюдения над пасюком в дельте Днестра и отдельные наблюдения в дельте Дуная и Прута. Не имея возможности остановиться на детальном описании экологии пасюка, мы ограничимся лишь выводами.

1. В болотах Закавказья (в Колхиде и др.) и в дельтах наших больших рек (Волга, Дон, Днепр, Днестр, Дунай) круглый год обитают многочисленные колонии дикоживущих европейских пасюков. В этих условиях пасюки являются сильными и ловкими хищниками, ведущими бродячий образ жизни. Крысы и зимой не связаны с человеком, его жильем и запасами. В дельтах рек деятельность человека, особенно зимний подледный лов рыбы, значительно облегчает условия существования крыс, так как они питаются отбросами. Пасюки благополучно переживают в дельтах рек самые суровые зимы.

2. Пасюки превосходно плавают и ныряют даже более ловко, чем водяные полевки (Arvicola terrestris L.). В берегах ериков и проток крысы роют норы; охотно используют норы водяных полевок. В тех участках плавней, где нет суши, крысы устраивают гнезда на заплавах. В период половодья они живут в дуплах деревьев или устраивают оригинальные гнезда из срезанных веток (Айзенштадт, 1950б).

3. Питаются пасюки главным образом животной пищей: моллюсками, лягушками, рыбой, мелкими грызунами, птицами, насекомыми и т. д. Они быстро концентрируются там, где обильна пища, так как имеют довольно большой охотничий район.

4. Особенно следует отметить бродячий образ жизни дикоживущих пасюков. Эта черта поведения тесно связана с плотоядностью и наиболее ярко сказывается в норовой деятельности. Норы и убежища пасюков имеют временный характер. Определенного плана строения у нор нет. Большей частью используются норы других грызунов. Ходы нор и даже гнездовые камеры сильно загрязнены не только остатками пищи, но и экскрементами крыс. О частой смене нор и убежищ свидетельствует также их бедность эктопаразитами.

Можно возразить, что это вторичное «одичание» пасюков, а не первичные очаги их обитания. Однако важно то, что и в европейской части ареала пасюки могут круглый год существовать в дикоживущем состоянии, а этот факт подкрепляет палеонтологические данные.

На основании вышеизложенного мы считаем, что именно европейский пасюк (R. n. norvegicus Berken.), крупный, сильный и выносливый, склонный к переселениям и, вероятно, с более совершенным типом поведения, чем у других видов крыс, рано развил синантропные наклонности, которые позволили ему распространиться по всему миру.

Вначале пассивное расселение пасюков происходило, вероятно, на плавающих предметах. С появлением крупных лодок, а затем и судов крысы начали заселять их. Водный транспорт, несомненно, сыграл огромную роль в расселении крыс.

На роли сухопутного транспорта в пассивном расселении крыс необходимо остановиться подробно, так как этот вопрос весьма запутан. Н. Ф. Кащенко (1912) был свидетелем расселения европейского пасюка на огромном пространстве Западной Сибири в начале XX в. и пришел к выводу, что «роль распространителя крыс сыграла у нас железная дорога...». Особенно быстро расселились пасюки в период русско-японской войны, когда с запада на восток перевозилась масса грузов. Н. К. Верещагину (1942, 1943) и мне известно много фактов расселения пасюков по железной дороге в Азербайджане и Армении в 30-х годах нашего столетия. Т. Н. Барановская (1952) на основе своих многолетних наблюдений указывает, что серые и черные крысы изредка перевозятся в вагонах.

А. П. Кузякин (1951) опровергает выводы Н. Ф. Кащенко, утверждая, что завоз пасюков по железной дороге невозможен. А. П. Кузякин считает, что крысы не могут обитать в железнодорожных вагонах даже в течение короткого времени, исчисляемого днями или часами: однослойный пол вагонов, однослойные тонкие стенки, резкие металлические стуки и тряска вагона во время движения препятствуют этому. Автотранспорт, по мнению А. П. Кузякина, играет бо́льшую роль в пассивном расселении

пасюка, чем железные дороги. Это положение автор доказывает указанием на случаи завоза пасюков в г. Степной Астраханской области, в пос. Хара, в г. Улан-Батор, Чойбалсан и другие населенные пункты Северо-Восточной Монголии.

Однако автомашины еще менее «удобны» для обитания крыс, чем железнодорожные вагоны (кстати, многие вагоны имеют двуслойные стенки). Утверждение А. П. Кузякина, что крысы не могут быть перевезены в железнодорожных вагонах, ошибочно. За последние годы стал известен ряд новых фактов, указывающих на развоз крыс по железной дороге в Средней Азии.

1. По Д. П. Дементьеву (1950), в 1943 г. на складе железнодорожной станции г. Фрунзе (Пишпек) были добыты две черные крысы (R. rattus L.), а в марте 1948 г. там же был добыт пасюк.

2. С. Н. Варшавский неоднократно наблюдал случаи завоза серых крыс в Казахстан. В 1946 г. две серые крысы были добыты в г. Челкаре вблизи железнодорожной станции. В г. Аральске в 1949 и 1952 гг. были найдены убитые крысы (по 1 экз.) на складах железной дороги (личное сообщение).

3. В апреле — июне 1948 г. в г. Ташкенте были добыты единичные пасюки, а в 1949 г. они стали многочисленными (в 1949 г. выловлено 4123 экз., в 1950 г. — 2262 экз.). И. И. Колесников (1952) предполагает, что случайно выпущенные из вивария белые крысы «были источником появления своего прародителя — серой крысы». Маловероятно, чтобы белые крысы за сравнительно короткий период переродились в серых. Из практики разведения белых крыс нам неизвестны случаи появления окрашенных особей (на поголовье около 20 000 белых крыс и по литературным данным). И. И. Колесников доказывает свое предположение тем, что в Ташкенте наблюдается высокий процент альбиносов и «меланотов» среди выловленных крыс по сравнению с данными А. А. Пасешника по г. Москве. Но А. А. Пасешник обследовал 40 000 экз., а И. И. Колесников всего 104 экз. — величины несравнимые; поэтому вывод И. И. Колесникова мало обоснован.

По Е. П. Бондарю (1946), в одном из объектов г. Чарджоу в 1946 г. в большом количестве размножились белые крысы от случайно выпущенных 4 экз. Появления окрашенных особей автор не отмечает.

Несомненно, что крысы были завезены в г. Ташкент по железной дороге. Ввиду того, что завоз крыс — явление редкое, тем более редок одновременный завоз крыс обоего пола или беременной самки, что может привести к размножению крыс в новом месте. Надо полагать, что в Ташкенте имелась популяция белых крыс, и поэтому укоренились единичные особи пасюков, завезенные по железной дороге, возможно, даже разновременно.

Нами (Айзенштадт, 1950а) было обращено внимание на то, что в определенных условиях большое значение имеет самостоятельное расселение пасюков вдоль железнодорожного полотна.

Активное расселение пасюков происходит из пунктов с высокой численностью их и требует определенного сочетания благоприятных условий: повышенного количества осадков к осени, урожая семян (культурных и диких) и высокой численности мышевидных грызунов. Первые два условия — влага и наличие концентрированного корма — пояснений не требуют. При повышенной же численности мелких мышевидных грызунов пасюки имеют обильный животный корм. Это было установлено нами в 1948 г. на юго-западе Украины по анализу содержимого желудков и остаткам пищи пасюков. В норах пасюков в степи были обнаружены целые слои из черепов мышей *Mus musculus hortulanus* Nordm. и полевок *Microtus arvalis* Pall. Таким образом, пасюки могут быть названы своеобразными грызунами-хищниками.

В описанный период выживаемость пасюков была высокой, так как

четвероногие и пернатые хищники имели в изобилии легко доступную добычу (мышей и полевок) и быстро насыщались. Большое значение имеет устойчивость крыс к большинству эпизоотических заболеваний.

На юго-западе Украины в степи мы длительное время наблюдали за расселением крыс. В июле 1949 г. пасюки были обнаружены на двух крытых токах в 4—5 км от села. Летом 1948 и 1949 гг. бригада ловцов сусликов изредка вылавливала пасюков, расставляя на ночь капканы у нор хомяков (Cricetus cricetus L.) в открытой степи. В апреле 1952 г. пасюки были обнаружены в скирде пшеницы в 7—8 км от села. Крысы перезимовали в скирде. В августе 1953 г. пасюки были выловлены в ряде пунктов, удаленных от сел на 6—7 км,— в землянках, курятниках, лагерях для скота.

Хорошо известны наблюдения Б. К. Фенюка (1941), обнаружившего пасюков вдали от человеческого жилья в Волго-Ахтубинской пойме в 1937—1938 гг. Подобного рода наблюдения приводят многие зоологи. Можно возразить, что это обычное временное «выселение» пасюков в открытые местообитания, о котором писал А. И. Аргиропуло (1940) и многие другие. Нельзя установить границу, где кончается «выселение» и начинается «расселение». Важно то, что если пасюки на своем пути найдут «опорный пункт», ранее не занятый ими (полустанок, новый поселок и т. п.), они расширят свой ареал.

При той огромной работе, которая ведется у нас по орошению и обводнению степей, созданию морей, прудов и других водоемов, необходимо предусмотреть меры, препятствующие расселению крыс. Одной из радикальных мер является предельное снижение численности пасюков в населенных пунктах, особенно в зимний и ранневесенний период, до начала интенсивного размножения крыс.

Массового переселения пасюков стаями нам не приходилось наблюдать даже в прифронтовой полосе (Айзенштадт, 1945). Однако существуют определенные пути направленного расселения пасюков, где они, кроме общих благоприятных условий для расселения, имеют дополнительные стимулы.

Берега рек, каналов и ручьев — наиболее естественный путь расселения пасюков. На этом пути крысы имеют достаточно корма (в том числе животного) и главное, особенно в условиях степи,— воду. Помимо юго-запада Украины, подобное расселение мы наблюдали в Ленинградской области в период военных действий (Айзенштадт, 1945).

Переселение крыс и расселение их вдоль литорали на Каспии описал Н. К. Верещагин (1942, 1946).

Нам пришлось на протяжении нескольких лет наблюдать колонии пасюков на побережье Черного моря, в районе г. Одессы, и фиксировать появление их в двух новых поселках недалеко от берега моря. Литораль моря — также один из древних путей расселения пасюков.

В плавнях рек и по берегу моря пасюки находят обильный корм на рыбных промыслах. Особенно поддерживает их существование зимой подледный лов рыбы.

Развитие транспортных средств привело к появлению новых путей расселения крыс — проселочных, а затем и железных дорог. Передвигаясь вдоль проселочных дорог, особенно осенью, в период уборки урожая, пасюки находят просыпанное зерно, непереваренные зерна в конском навозе и человеческие фекалии. Последние охотно поедаются крысами даже при наличии другого корма, например на причалах рыбаков.

Расселяясь вдоль железнодорожного полотна, крысы питаются остатками пищи и фекалиями из пассажирских вагонов. Вдоль полотна железной дороги (в определенной зоне) часто встречаются кюветы, наполненные водой. Полустанки и сторожки, где, как правило, содержат свиней, коров и других животных, служат «опорными» пунктами при расселении крыс.

Систематическая борьба с крысами в небольших населенных пунктах (полустанки, полевые станы и т. п.) проводится у нас далеко не достаточно, а это одна из эффективных мер, препятствующих расселению крыс.

Судьба завезенных или переселившихся крыс в новом месте различна. Имеется ряд наблюдений по южным, степным и пустынным местностям, где крысы, ввиду неблагоприятных условий, не смогли удержаться: по Ростовской области (Губарев, 1941), по г. Фрунзе (Дементьев, 1950) и по МНР (Кучерук, 1946; Банников, 1953).

В новых местах появления пасюков численность их обычно возрастает очень быстро (Кащенко, 1912; Колесников, 1952).

Можно, конечно, возразить, что наши наблюдения в основном проводились на территории, давно заселенной крысами,— на юго-западе Украины. Однако, несмотря на это, в процессе работы по очистке от крыс ряда населенных пунктов мы столкнулись с необходимостью воспрепятствовать новому заселению их этими зверьками.

Важно также учитывать эпидемиологическую опасность переселения крыс из одного пункта в другой, особенно в животноводческих районах.

Дальнейшее изучение путей и особенностей расселения пасюков имеет важное значение для эпидемиологии ряда опасных инфекций и разработки эффективных мер борьбы с крысами.

Литература

Айзенштадт Д. С., 1945. Некоторые данные по распространению и образу жизни серой крысы (Rattus norvegicus Berk.) лесного района северо-западной части РСФСР, Зоол. журн., т. XXIV, вып. 3.— 1950. Некоторые причины колебания численности и вопросы расселения серой крысы, II Экол. конференция по проблеме: «Массовые размножения животных и их прогнозы» (тез. докл.), Киев.— 1950а. Расселение серых крыс вдоль железнодорожного полотна, Природа, № 4.— 1950б. Гнезда серых крыс, устраиваемые во время половодья, там же, № 6.

Айзенштадт Д. С., Арсеньев А. А., 1954. Истребление серых крыс в канализации, Гигиена и санитария, № 8.

Аргиропуло А. И., 1940. Семейство Muridae — мыши, Фауна СССР. Млекопитающие, т. III.

Архипианц Х. Д., 1939. Практическое руководство по дератизации, изд. 2-е.

Банников А. Г., 1953. Определитель млекопитающих Монгольской Народной Республики, Тр. Монгольск. ком., вып. 51.

Барановская Т. Н., 1952. Инструктивное письмо по истреблению грызунов в вагонах пассажирских поездов, Трансжелдориздат.

Бондарь Е. П., 1946. Грызуны населенных пунктов Туркмении, Изв. Туркменск. филиала АН СССР, № 1.

Верещагин Н. К., 1940. Акклиматизация нутрии в Западной Грузии.— 1942. Каталог зверей Азербайджана.— 1947. Охотничьи и промысловые звери Кавказа, Баку.— 1949. О происхождении крыс рода Rattus в Закавказье, Природа, № 11.— 1952. Млекопитающие Кавказа (докт. дисс.).

Виноградов Б. С. и Аргиропуло А. И., 1941. Определитель грызунов, Фауна СССР.

Виноградов Б. С. и Громов И. М., 1952. Грызуны фауны СССР.

Губарев Л. Д., 1941. Распространение серой крысы в восточных районах Ростовской области, Тр. Ростовск. н/Д Гос. НИПЧИ, т. II.

Дементьев Д. П., 1950. Расселение крыс по железным дорогам, Природа, № 4.

Дукельская Н. М., 1947. Распространение и биология серой крысы, Тр. Центр. н.-иссл. дезинф. ин-та, вып. 3.

Житков Б. М., 1944. Замечания о крысах и некоторых условиях их исследования, Зоол. журн., т. XXIII, вып. 2—3.

Кащенко Н. Ф., 1912. Крысы и заместители их в Западной Сибири и Туркестане, Ежегодн. Зоол. музея Академии наук, т. XVII, СПб.

Колесников И. И., 1952. О появлении серой крысы в Ташкенте, Тр. Среднеазиатск. гос. ун-та, вып. XXXII, кн. 2 (зоология).

Колосов А. М., 1945. Распространение, биология и эпидемиологическое значение крыс на Дальнем Востоке, Тр. Дальневост. базы АН СССР, серия зоол., вып. 1.

Кондрашкин Г. А., 1949. О серых крысах (Rattus norvegicus Berken.) дельты Волги, Бюлл. МОИП, отд. биол., т. IV (I).

Кузякин А. П., 1951. История расселения, современное распространение и места обитания пасюков в СССР, Фауна и экология грызунов, вып. 4, изд. МОИП.

Кучерук В. В., 1946. Грызуны — обитатели жилищ в Восточной Монголии, Зоол. журн., т. XXV, вып. 2.

Львов Г. Н., 1949. Колхидский пасюк, Уч. зап. Горьковск. гос. ун-та, вып. 14.
Никитин П. Н., 1949. Борьба с грызунами на железнодорожном транспорте, Медгиз.
Окуневский Я. Л., 1936. Практическое руководство по дезинфекции, т. IV. Дезинфекция и дератизация.
Паллас П. С., 1811. Zoographia rosso-asiatica, t. I, Petropol.
Фенюк Б. К., 1941. Массовое размножение мышевидных грызунов на юго-западе РСФСР, Сб. «Грызуны и борьба с ними».
Формозов А. Н., 1945. Несколько дополнений к статье Б. М. Житкова «Замечания о крысах и некоторых условиях их исследования», Зоол. журн., т. XXIV, вып. 2.
Цалкин В. И., 1954. Основные задачи изучения костей животных из раскопок памятников материальной культуры, Бюлл. МОИП, вып. 3.
Яковлев М. Г., 1949. Некоторые экологические особенности серой крысы в низовьях реки Дона, Тр. Ростовск. н.-иссл. противочумн. ин-та, т. VIII.
Wolf B., 1938. Fauna fossilis cavernarum, I и II, I. Animalia, pars 82.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

СТАЦИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ВРЕДНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МАЛОГО СУСЛИКА НА УКРАИНЕ

С. Г. ПЕГЕЛЬМАН

Всесоюзный институт защиты растений

Степная часть УССР является зоной интенсивного земледелия в основном зернового направления. Ведущими культурами являются здесь пшеница, кукуруза и подсолнечник, занимающие более половины всей пахотной земли.

Посевы сельскохозяйственных культур на Украине постоянно подвергаются нападению сусликов, которые наносят им значительный урон. Наиболее существенные повреждения в результате деятельности сусликов отмечаются на посевах вышеперечисленных ведущих зерновых культур.

На территории УССР встречаются три вида сусликов. Южную и среднюю часть левобережья Днепра заселяет малый суслик (Citellus pygmaeus Pall.). Суслики являются типичными представителями степной целинной фауны, однако они способны уживаться и на регулярно обрабатываемых площадях (Фенюк, 1937; Решетник, 1948, и др.).

Постоянный достаточно высокий уровень численности сусликов не только на целине, но и на посевах в районах интенсивного земледелия УССР свидетельствует о приспособлении сусликов к условиям агротехники и к смене культур в севооборотах. Именно это приспособление сусликов к условиям интенсивного земледелия и заселение ими посевных площадей и определяет их вредность в степной зоне УССР.

Ежегодно в районах распространения малого суслика проводятся те или иные мероприятия по борьбе с ним. Однако проводятся они без достаточного учета особенностей стациального распределения сусликов на Украине в разные сезоны, т. е. без учета тесной зависимости существования сусликов от севооборотов. Все это в значительной степени снижает эффект проводимых мероприятий и в должной мере не предотвращает повреждения посевов сусликами.

Нашей задачей было изучить стациальное распределение малого суслика и его хозяйственное значение на юге левобережной Украины.

Работа проводилась в 1953 г. на территории трех колхозов Межевского района Днепропетровской области — «Зоря», «Перемога» и «Зоря коммунизму», где были организованы стационарные наблюдения и учеты. Этот район мы избрали потому, что он является одним из наиболее заселенных малым сусликом районов УССР (Решетник, 1948). Кроме того, периодически производились выезды в соседние области — в Полтавскую (с. Карловка, Карловского района) и в Запорожскую (с. Инзовка, Приморского района). Данными, полученными при обследованиях, проводившихся в Полтавской и Запорожской областях, подтверждались материалы, полученные при стационарных учетах. Работа проводилась с 20 марта до 20 августа, т. е. охватывала весь период активной жизни сусликов.

В работе принимали участие аспирант ВИЗР Е. Д. Схолль и студентка Ленинградского государственного университета М. П. Явич.

Численность сусликов на разных стациях определялась маршрутными учетами с последующим контрольным выловом зверьков капканами на учетных площадках. В результате вредной деятельности сусликов на посевах возле нор образуются участки с полностью или частично уничтоженной растительностью — так называемые плешины.

Обычно повреждения ограничиваются площадью плешин. Вне плешины повреждения имеют случайный характер и главным образом наблюдаются на краю посева. Поэтому учет вредной деятельности сусликов проводился путем подсчета площади плешин и количества плешин на 1 га. Краевые повреждения посевов учитывались на площадках размером в 1 м² на разном расстоянии от края посевов. Контролем всегда служили учеты растительности на удаленных от нор 1-метровых площадках в глубине посева.

1. Стациальное распределение малого суслика на Украине

В пределах своего ареала суслик не заселяет сплошь всю территорию, а приурочен к определенным стациям. В левобережной Украине малый суслик занимает лишь около 20—25% всей площади, причем численность его в разных стациях колеблется в широких пределах. Наиболее характерной стацией малого суслика является целина, главным образом выбитые скотом выгоны (Формозов, 1934; Мамонтов, 1946; Лисицын, Климченко, Фомин, Мокроусов, 1953; Мовчан, 1953).

Влияние процессов интенсификации сельского хозяйства, в частности животноводства, на расширение ареала малого суслика отмечают Н. П. Миронов, А. Н. Павлов, А. Ф. Пушница и П. И. Ширанович (1952).

Целинными землями на Украине являются участки, непригодные для обработки. В основном это склоны балок, полосы отчуждения возле железных дорог и т. п. 95% целины заселено сусликами. Не заселяются только те участки, которые периодически заливаются водой.

Целинные земли степной зоны Украины, составляя незначительную часть всей площади, являются местом интенсивнейшего выпаса. Например, на балке площадью в 170 га, выпасалось три стада крупного рогатого скота, стадо овец в 650 голов и небольшое, голов до 20, стадо волов. В результате этого к июлю здесь осталась низкая — 4—5 см высотой, жесткая и сухая растительность. Общая масса растительности с 1 м² в конце июля составляла 54—56 г, с влажностью около 40%. Тем не менее численность сусликов здесь была очень высокой. Вообще максимальной величины численность сусликов достигает именно на целине. В период расселения молодняка на выпасе вылавливалось до 76 сусликов с 1 га. На целине суслики живут постоянно; здесь они деятельны в течение всего периода вегетации и здесь же залегают в спячку. Отсюда идет и заселение ими прилежащих посевов.

Излюбленной стацией малого суслика в земледельческих районах являются посевы многолетних трав, в частности люцерны и эспарцета. Привлекательность многолетних трав для сусликов заключается, во-первых, в том, что здесь в течение длительного времени не производится распашки, а это приводит к значительному уплотнению почвы; в плотном грунте сусликам легче рыть норы (Мигулин, 1938). Во-вторых, на посевах многолетних трав суслики в течение всего периода активной деятельности обеспечены хорошим кормом.

Численность сусликов на посевах многолетних трав очень сильно разнится в зависимости от расположения поля и от длительности произрастания на нем данной культуры. Поля многолетних трав, свободные от сусликов в момент посева, остаются незаселенными в течение всех последующих лет вегетации, если поле не находится в непосредственном контакте с заселенным сусликами очагом. Если же такой источник заражения имеется, то поле, занятое многолетними травами, вскоре заселяется сусликами, и дальше из года в год численность их здесь все более возрастает. Наиболее высокая численность сусликов бывает на трехлетних посевах люцерны или эспарцета. В колхозах, где проводилась наша работа, в августе, когда старые суслики уже давно залегли и на поверхности встречался только молодняк, мы вылавливали по 42 суслика с 1 га люцерны 3-го года посева.

На посевах многолетних трав, так же как и на целине, суслики живут постоянно, здесь же залегая в спячку.

Несмотря на явное предпочтение сусликами твердых почв, они мирятся с распашкой (Фенюк, 1937; Мамонтов, 1946) и даже залегают в спячку на пахотных землях, хотя и в меньшем количестве, чем на целине. Во всяком случае, пахота оказывает на сусликов лишь косвенное и не такое губительное действие, как на мышевидных грызунов.

Заселение сусликами посевов зерновых культур зависит от ряда условий: от вида растений, от места, которое данная культура занимает в севообороте, от расположения поля. Важнейшим моментом является смена культур на полях.

Озимая пшеница в севообороте идет либо по чистому пару, либо по стерне. Как известно, чистый пар способствует полному исчезновению сусликов с данного поля (Фенюк, 1937). Поэтому и последующий посев озимой пшеницы в первую весну, как правило, остается свободным от сусликов. На посевы озимой пшеницы переселяются только суслики, живущие на краю близлежащей целины, причем обычно они заселяют не весь посев, а только краевую полосу. Чаще всего здесь встречаются временные норы сусликов, а в спячку они залегают преимущественно на целине.

Иную картину мы видим на посевах яровой пшеницы. Как известно, лучшими предшественниками для яровой пшеницы являются многолетние травы (Мосолов, 1950). Вместе с тем посевы многолетних трав, как мы отмечали выше, приводят к значительному накоплению сусликов на полях. Таким образом, яровая пшеница высевается весной по сильно зараженному сусликами полю. В ранневесенний период суслики не трогают пшеницы, питаясь сорняками либо здесь же, либо на ближайшей целине. На посевах пшеницы по люцерне суслики особенно охотно поедают поросль прошлогодней люцерны, которая в некоторых случаях бывает весьма обильной.

Суслики остаются на посеве пшеницы до залегания, питаясь сначала незрелыми колосьями, а затем и зерном. Такое калорийное питание, повидимому, способствует быстрому накоплению жира; суслики на посеве пшеницы залегают значительно раньше (приблизительно на 2—3 недели), чем на целине или даже на многолетних травах.

Следует подчеркнуть, что посев пшеницы не снижает численности сусликов. Поэтому в случае посева пшеницы по заселенному сусликами полю они здесь сохраняются и последующая культура на данном поле опять будет подвергаться их нападению.

Кукуруза и подсолнечник заселяются сусликами только на короткое время. Задолго до залегания в спячку суслики с этих полей исчезают или переселяются на край посева, откуда забегают кормиться на другие стации. Иными словами, эти культуры являются благоприятными для сусликов лишь в течение ограниченного времени.

Подсолнечник, следующий в севообороте за пшеницей, заселенной сусликами (после многолетних трав), уже с ранней весны подвергается их нападению. Суслики питаются семенами подсолнечника, выкапывая их из земли; затем скусывают семядоли только что появившегося всхода, обгрызают верхушечную почку и листья у молодых растеньиц подсолнечника. С момента, когда у молодых растений достигают развития 18—20 листьев, суслики перестают объедать листья подсолнечника, видимо, вследствие того, что они становятся уже жесткими и грубыми. Последние свежие погрызы листьев подсолнечника мы наблюдали 26 июня. В дальнейшем суслики либо питаются сорняками, либо бегают кормиться на другие стации, например на посев пшеницы, если таковой имеется поблизости. Постепенно все суслики с подсолнечника переселяются на другие стации.

На посевах кукурузы суслики отсутствуют до появления первых всходов. Посев производится в конце апреля на глубину 9—10 см. Суслики не делают никаких попыток достать семена из-под земли. Даже кукуруза, выброшенная на поверхность при поворотах сеялки, подбирается суслика-

ми в незначительном количестве. У такой посевной кукурузы суслики в основном выедают зародыши. На сусликовинах, расположенных на целине вблизи посева кукурузы, можно найти несколько зерен кукурузы с выеденным зародышем и наполовину съеденных.

Попытки некоторых исследователей применить семена кукурузы в качестве приманки в борьбе с сусликами оказались неудачными, так как кукуруза поедается ими весьма неохотно. Наиболее излюбленным кормом сусликов являются семена подсолнечника (Калабухов, Бочарников и др., 1953).

В 1953 г. в районе нашей работы всходы кукурузы появились 12—13 мая. Тотчас же посев подвергся нападению сусликов. Суслики делают копки возле всходов, выкапывают и съедают проросшее зерно. Зеленые части растеньица остаются нетронутыми на поверхности почвы. В дальнейшем они высыхают. Самый всход является для сусликов своего рода ориентиром, по которому они обнаруживают в почве зерно. Такие повреждения наносятся кукурузе примерно в течение 2 недель, пока посеянные зерна не израсходуют своих запасных питательных веществ. В некоторых хозяйствах, вследствие сильных повреждений кукурузы сусликами, в конце мая производится подсев ее вручную. Если предварительно на этом поле борьба с сусликами не проводилась, то как только появляются всходы вторично посеянной кукурузы, суслики опять переходят на питание проросшими семенами.

Избирательное отношение сусликов к семенам кукурузы в разные периоды зависит, повидимому, от различной влажности зерна. Посевная кукуруза, по нашим данным, имела влажность 8,5%, влажность проросшего зерна была 63,4%. С другой стороны, лучшая поедаемость проросшего зерна может объясняться происходящими в нем ферментативными процессами. Вероятно, по своим свойствам прорастающее зерно становится привлекательным для сусликов много раньше, чем появляется на поверхности зеленый всход. То обстоятельство, что суслики начинают выкапывать зерно кукурузы только с момента появления всходов, показывает, что при помощи обоняния они не способны обнаруживать кукурузу в почве на глубине 9—10 см.

На посевах кукурузы в связи с ярко выраженной периодичностью питания сусликов четко проявляются их миграции. В момент появления всходов на посеве возникают временные норы сусликов. С того момента, когда суслики прекращают питание кукурузой, наблюдается переселение их с центра поля ближе к краям, где они находят корм на других стациях, либо переход на другие поля, например на посев пшеницы. Таким образом, общий срок вредной деятельности сусликов на посевах кукурузы невелик и равен примерно 2—3 неделям.

Другие культуры в условиях УССР значительно меньше заселяются сусликами. Можно сказать, что пребывание сусликов на прочих культурах имеет случайный характер.

В иных местах своего ареала малый суслик может заселять и повреждать некоторые другие культуры. Так, по данным И. А. Михальченко (1953), в Сталинградской области малый суслик наносит сильные повреждения ячменю: 6,2% всей площади посевов ячменя было полностью уничтожено сусликами.

Основная масса сусликов заселяет целинные земли, многолетние травы, подсолнечник, кукурузу и, в большей или меньшей степени, пшеницу. Именно этим последним культурам суслики и причиняют значительный ущерб.

2. Вредная деятельность малого суслика на посевах

П ш е н и ц а. Наиболее серьезные повреждения суслики наносят яровой пшенице, высеянной по многолетним травам. Весной эти повреждения незаметны. Суслики, питаясь сорной растительностью или порослью

прошлогодней люцерны, почти не трогают пшеницы. Лишь у отдельных растений кончики листьев откусаны. Незадолго до колошения появляются первые повреждения пшеницы: суслики перегрызают стебель на уровне закладывающегося колоса и уничтожают его. У выколосившихся растений они скусывают стебель и уничтожают колос. Периодом наибольшей вредоносности сусликов на посевах пшеницы является вторая половина июня — начало июля, т. е. время наливания и созревания зерна.

В результате такой деятельности сусликов на посеве образуются плешины, на которых практически уничтожается вся пшеница, так как к моменту уборки сохранившиеся здесь колосья остаются незрелыми, зелеными и идут в солому.

«В колхозе «Зоря коммунизму» на поле яровой пшеницы, площадью в 145 га, было в среднем 40 плешин на 1 га. Средняя площадь одной плешины составляла 9,7 м². Поскольку повреждения в основном ограничиваются площадью плешины, а за ее пределами они незначительны и их трудно учесть, можно по площади плешин подсчитать общий вред от деятельности сусликов на пшенице. На данном поле суслики уничтожили около 4% всей яровой пшеницы, что составляет около 0,7 ц пшеницы с 1 га. Эта цифра несколько занижена, так как в расчетах не учтены повреждения, нанесенные сусликами вне плешин и на краю посева — забегающими с целины зверьками. Только на одном поле, площадью в 145 га, колхоз «Зоря коммунизму», Межевского района, Днепропетровской области потерял в 1953 г. свыше 100 ц яровой пшеницы из-за деятельности сусликов. Этих потерь можно было бы избежать, если бы своевременно была проведена борьба с сусликами на люцерне в предыдущем году или весной, после пробуждения сусликов.

П о д с о л н е ч н и к. Одной из наиболее сильно повреждаемых сусликами культур в левобережье УССР является подсолнечник. В колхозах, где проводилась наша стационарная работа, подсолнечник занимал 5,2—5,4% всей площади. В некоторые годы суслики весной настолько сильно повреждают посевы подсолнечника, что все поле приходится заново пересевать. Такие значительные повреждения подсолнечника отмечаются по всему ареалу малого суслика на Украине, от Приазовья до южных районов Полтавской области. Отсутствие правильных и своевременных мер борьбы приводит к тому, что и повторно посеянный подсолнечник подвергается нападению сусликов.

Как мы отмечали выше, суслики повреждают подсолнечник с момента посева (выкапывая семена) и целиком скусывают появившийся всход. У более крупных растений суслики обгрызают листья и всегда уничтожают верхушечную почку. Растения с уничтоженной верхушечной почкой дают множество боковых побегов. Это приводит к тому, что на одном растении подсолнечника образуется несколько мелких недоразвитых цветов, не дающих полноценных семян. Обычно при обработке посева такие растения уничтожаются. Таким образом, растения подсолнечника, поврежденные сусликом на любой стадии развития, потеряны для хозяйства. В результате деятельности сусликов на посеве подсолнечника образуются оголенные участки, на которых сохраняются редкие, чаще всего изуродованные, обгрызенные растения. Такие площадки могут иногда достигать весьма значительной величины.

Общий ущерб, наносимый сусликами посевам подсолнечника, достигает внушительных размеров. Так, например, в колхозе «Зоря коммунизму», где вследствие сильных повреждений подсолнечник был вновь посеян 8—9 мая, за время активной деятельности сусликов к моменту наших учетов в июле образовалась в среднем 51 плешина на 1 га. Площадь каждой плешины равнялась в среднем 11,5 м². Следовательно, около 6% всей площади посева здесь было полностью уничтожено сусликами. Это составит при плановой урожайности в 17 ц около 1 ц с 1 га. Принимая во внимание, что подсолнечник занимает в описываемой зоне свыше 5% всей

посевной площади, снижение урожайности на 1 ц с 1 га приводит к потере колхозом многих тонн подсолнечника ежегодно.

Проводя учеты вредной деятельности сусликов на подсолнечнике в весенний период (первая декада мая), мы обнаружили, что вблизи нор не только резко уменьшается количество всходов на единицу площади, но возрастает и число всходов, поврежденных насекомыми. Поэтому мы провели сбор жуков с поверхности почвы на посеве подсолнечника возле жилых нор сусликов, возле нежилых нор и на большом удалении (30—50 м) от нор. На выбросах жилых нор сусликов жуков оказалось почти в 20 раз больше, чем на посеве (см. таблицу).

Количество жуков на поверхности почвы на посеве подсолнечника

Место обследования	Обследованная площадь в м²	Число обнаруженных жуков	Плотность жуков на 1 м²
На выбросах около жилых нор	**13**	**17**	**1,3**
На выбросах около нежилых нор	5	3	0,6
Вдали от нор	100	7	0,07

Собранные нами жуки были определены Т. Г. Григорьевой в ВИЗР. Они относятся к семействам Tenebrionidae, Carabeidae, Histeridae и Scarabeidae. Свыше 60% всех сборов составляет песчаный медляк (Opatrum sabulosum L.), являющийся многоядным вредителем. Песчаный медляк наносит большие повреждения подсолнечнику тем, что обгрызает зеленые части всходов и молодых растений (Бей-Биенко, Щеголев, Фалькенштейн, 1949).

Естественно, что такая приуроченность жуков-вредителей к норам сусликов обусловливает и большие повреждения растений возле нор. О привязанности насекомых к норам грызунов имеются данные и в литературе (Виноградов, 1914; Медведев, 1947; Гиляров, 1951).

Причины, вызывающие приуроченность некоторых видов насекомых к норам грызунов, могут быть различными. В частности, песчаный медляк, как отмечает С. И. Медведев (1947), является теплолюбивой формой и в ранневесенний период придерживается сусликовин вследствие лучшего прогревания на них поверхности почвы.

Наибольшее количество Opatrum sabulosum на сусликовинах мы наблюдали в первой декаде апреля в Приморском районе Запорожской области. Здесь на одной сусликовине насчитывалось одновременно до двух десятков жуков, а иногда и больше.

К у к у р у з а. Как мы уже отмечали, на посевах кукурузы деятельность сусликов имеет временный характер и продолжается с момента появления всходов до полного израсходования семенем питательных запасных веществ. Этот период продолжается всего около 2 недель.

Однако уничтожением посеянных семян суслики успевают за этот короткий срок нанести посевам большой ущерб. В результате деятельности сусликов на кукурузе образуются плешины с редкими сохранившимися растениями.

По обобщенным данным (средние данные по полям кукурузы на территории трех колхозов), в результате деятельности сусликов образовались плешины, средняя площадь которых равнялась 48,6 м². На площади плешин кукуруза уничтожена на 73%. Общее количество плешин на посеве зависит от количества сусликов, которое может колебаться в очень широких пределах. Например, в колхозе «Зоря», при урожайности кукурузы около 10 ц с 1 га, суслики уничтожили по 0,77 ц с 1 га. Всего в этом колхозе кукурузой занято 315 га, следовательно, всего колхоз потерял 242,5 ц кукурузы.

Все вышеизложенное показывает необходимость проведения истребительных мероприятий на землях, предназначенных для посева кукурузы, а также и на смежных с этими полями стациях, заселенных сусликами.

3. Система мероприятий по борьбе с малым сусликом на Украине

Большой ущерб, который суслики ежегодно приносят народному хозяйству уничтожением важнейших сельскохозяйственных культур, требует широкого применения наиболее эффективных истребительных мероприятий в борьбе с ними. Борьба с сусликами в той форме и теми методами, которыми она проводится на Украине в настоящее время, безусловно, не дает должного эффекта.

Очень большое место в системе истребительных мероприятий на Украине имеют механические способы борьбы: выливание водой в весенний период или вылавливание капканами. Несмотря на то, что ежегодно вылавливаются многие тысячи сусликов с территории каждого колхоза, метод этот не приводит к сколько-нибудь заметному снижению численности грызунов и не обеспечивает сохранности посевов. Сусликов вылавливают только на целинных землях и только до того момента, пока численность их еще достаточно высока. Затем ловцы переходят на другое место, а оставшиеся здесь суслики будущей весной опять восстанавливают численность популяции до исходного уровня.

Еще менее эффективен метод выливания водой. Ранней весной, в момент пробуждения сусликов, их выливают водой школьники. Иногда это мероприятие проводится школами в организованном порядке.

Несмотря на то, что количество сусликов, погибающих при выливании водой, иногда может достигнуть довольно внушительной цифры, существенного значения в истреблении грызунов этот метод не имеет. Попытки некоторых колхозов бороться с сусликами на посевах при помощи выливания водой имеют порою анекдотический характер. В колхозе «Перемога» на поле подсолнечника в течение 2 дней работали восемь человек, подвозя воду на двух парах волов. В результате уничтожено 11 сусликов!

Широко распространен на Украине газовый метод борьбы с сусликами при помощи хлорпикрина, хлорсмеси или цианплава.

Из-за трудоемкости газового метода, требующего большого количества рабочих рук, обрабатываются только очень незначительные участки главным образом целинных земель. Отсутствие четких представлений о стациональном распределении сусликов и об их экологических особенностях, связанных со сменой культур на полях, приводит к тому, что обработка ведется беспланово, в чрезвычайно поздние сроки (май — начало июня), поэтому она не может обеспечить высокой эффективности борьбы и предотвратить вредную деятельность сусликов на посевах. Незначительный размер обрабатываемых участков и наличие вблизи них площадей, заселенных сусликами, приводят к тому, что на обработанной территории быстро восстанавливается поголовье сусликов.

В настоящее время наилучшим методом борьбы с сусликами, дающим высокую эффективность, является приманочный метод. Для истребления сусликов применяется зерновая приманка (наилучшая — овес) с 15% фосфида цинка, закрепленного на зерне растительным маслом (составляющим 4% веса зерна). К сожалению, приманочный метод борьбы с сусликами до сих пор мало распространен на Украине. Вместе с тем именно приманочный метод при правильной организации борьбы может обеспечить устойчивое снижение численности сусликов. Необходимо подчеркнуть, что приманочный метод дает значительно более высокую производительность труда, чем газовый, так как не требует заделки нор.

Приведем пример. В колхозе «Перемога», Межевского района, Днепропетровской области на борьбу с сусликами газовым методом в 1953 г. затрачено 194 трудодня. При этом обработано всего около 30% всей площади, заселенной сусликами. Борьба проводилась в мае. После расселения молодняка, в июне, вся обработанная площадь была вновь заселена сусликами, которые пришли сюда с соседних необработанных участков.

Если бы в указанном колхозе был применен приманочный метод борь-

бы, то для обработки всей заселенной сусликами площади понадобилось бы затратить не более 45—50 трудодней. Наиболее эффективным было бы применение приманочного метода борьбы в начале апреля, когда в колхозе значительно больше свободных рук, чем в мае.

В целях защиты посевов подсолнечника и кукурузы от сусликов следовало бы на площадях, предназначенных под эти культуры, провести производственные испытания предложенного Б. Ю. Фалькенштейном метода предпосевной обработки семян фосфидом цинка на мучном клейстере.

Требуется внести некоторые изменения в организацию борьбы с сусликами на Украине. Как мы отмечали выше, суслики в районах интенсивного земледелия приурочены в основном к определенным стациям, где популяция может сохраняться в течение более или менее длительного времени и где суслики наносят наибольший вред. Именно на этих стациях следует проводить истребительные мероприятия в ранневесенний период.

Мы считаем целесообразным включить в план обязательных обработок следующие типы угодий: 1) все целинные земли, кроме периодически заливаемых водой; сюда же относятся и обочины дорог, заселенные сусликами; 2) все посевы многолетних трав, особенно в последний год их использования; 3) все поля, предназначенные в данном году под посев подсолнечника и кукурузы; 4) все поля, предназначенные под посев яровой пшеницы, если данный посев производится после многолетних трав и поле сильно заражено сусликами.

Всю борьбу с сусликами следует проводить обязательно в ранневесенний период, чтобы закончить ее к 1 мая, до конца размножения сусликов. Этим обеспечивается уничтожение большей части молодняка, так как гибель самки в этот период неизбежно повлечет за собой гибель всего выводка.

В первую очередь необходимо обрабатывать целинные земли, чтобы закончить борьбу за 10—15 дней до начала выпаса скота. Борьбу с сусликами на многолетних травах и на посевах следует проводить в течение апреля, до появления массы зеленой растительности. В это время суслики испытывают сильный недостаток в корме и будут охотно поедать отравленное зерно. С другой стороны, в апреле в колхозах больше свободных рук, чем в мае, и легче провести истребительные работы.

Применение приманочного метода борьбы в ранневесеннее время на перечисленных выше стациях обеспечит значительное снижение численности сусликов и предотвратит их вредную деятельность.

Литература

Бей-Биенко Г. Я., Щеголев В. Н., Фалькенштейн Б. Ю., Чигарев Г. А., 1949. Сельскохозяйственная энтомология, Сельхозгиз.

Виноградов Б. С., 1914. Биологические наблюдения над крапчатым сусликом (Citellus guttatus Temm.), Харьков.

Гиляров М. С., 1951. Роль степных грызунов в происхождении полевой почвенной энтомофауны и сорно-полевой растительности, ДАН СССР, т. 79, № 4.

Калабухов Н. И., Бочарников О. Н. и др., 1953. Итоги производственного применения овса с фосфидом цинка (Zn_3P_2) в борьбе с малым сусликом (Citellus pygmaeus Pall.) в условиях Черных земель, Сб. науч. работ Приволжск. противоэпидем. станции, вып. 1, Астрахань.

Лисицын А. А., Климченко И. З., Фомин Н. В., Мокроусов Н. Я., 1953. Опыты применения цианплава в борьбе с сусликами на Черных землях, Сб. науч. работ Приволжск. противоэпидем. станции, вып. 1, Астрахань.

Мамонтов И. М., 1946. Влияние некоторых видов агротехники на численность малого суслика, Сб. «Грызуны и борьба с ними», № 2.

Медведев С. И., 1947. Энтомологическая фауна нор суслика (Citellus pygmaeus brauneri Mart.) в степях южной Украины, Энтомол. обозр., XXIX, № 1—2.

Мигулін О. О., 1938. Звірі УРСР, Київ.

Миронов Н. П., Павлов А. Н., Пушница А. Ф. и Ширанович П. И., 1952. Изменение границы ареала малого суслика в Донских и Ставропольских степях. Зоол. журн., т. XXXI, вып. 5.

Михальченко И. А., 1953. К вопросу о стациях обитания малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.), Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. Герцена, т. 91.
Мовчан О. Т., 1953. Некоторые экологические особенности малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.) на северной и южной границах его ареала, Сб. науч. работ Приволжск. противоэпидем. станции, вып. 1, Астрахань.
Мосолов В. П., 1950. Агротехника, Сельхозгиз.
Поляков И. Я. и Фалькенштейн Б. Ю., 1954. Методические указания для производственной проверки приманочного способа борьбы с сусликами в колхозах и совхозах, Ленинград.
Решетник Е. Г., 1948. Систематика и географическое распространение сусликов (Citellus) в УССР, Тр. Ин-та зоол. АН УССР.
Фалькенштейн Б. Ю., 1953. Методические указания к проведению системы мероприятий по борьбе с сусликами при степном лесоразведении, Ленинград.
Фенюк Б. К., 1937. Влияние хозяйственной деятельности человека на численность сусликов, Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XVI, вып. 1—2.
Формозов А. Н., 1934. Хищные птицы, Зоол. журн., т. XIII, вып. 4.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

ПОДКОЛЕННЫЙ МУСКУЛ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, ЕГО ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФУНКЦИЯ

П. М. МАЖУГА

Отдел сравнительной морфологии Института зоологии АН УССР

Разработка вопросов частной физиологии аппарата движения млекопитающих требует не только знания морфологии каждого органа активной и пассивной систем этого аппарата, но в равной степени и знания групповой и частной функции органов, истории их становления в филогенетическом ряду позвоночных. К сожалению, знания эти еще не настолько глубоки и верны, чтобы можно было ответить хотя бы на главные вопросы функциональной специфики костно-связочной и мускульной систем.

Одним из примеров неправильного освещения в анатомической литературе функции органа может служить подколенный мускул, сравнительно-анатомической и функциональной характеристике которого и посвящено настоящее сообщение.

Даже в известных руководствах по сравнительной анатомии млекопитающих (L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, W. Lubosch, 1938; H. G. Bronn, 1874—1900; Ellenberger-Baum, 1943) указывается на абсолютную идентичность этого мускула у всех домашних животных и на то, что функция его заключается в сгибании коленного сустава. Аналогичная оценка функции подколенного мускула имеет место во всех учебниках анатомии животных (Автократов, 1927; Климов и Акаевский, 1950). Противопоставляя подколенный мускул четырехглавому мускулу бедра, так обычно и пишут: «Сгибателей коленного сустава имеется лишь один — подколенный мускул — m. popliteus» (Климов и Акаевский, 1950, стр. 334).

Надо полагать, что подобные выводы о функции подколенного мускула сделаны именно исходя только из его топографии, т. е. сгибателем он должен быть потому, что расположен на стороне открытого угла сустава. В действительности же сгибание коленного сустава не является ведущей функцией подколенного мускула у млекопитающих, и у некоторых из них этот мускул имеет совершенно иную функцию.

Что же касается подколенного мускула четвероногих позвоночных, то данные о нем, имеющиеся в литературе, мы считаем необходимым предпослать изложению собственных наблюдений об этом мускуле у млекопитающих.

Ознакомление со сравнительной анатомией подколенного мускула необходимо не только для изучения функциональных его отличий у животных с различной приспособительной специализацией тазовых конечностей; оно необходимо также для изучения истории становления этого органа в филогенетическом ряду позвоночных под влиянием приспособительных перестроек в их органах движения и, в частности, в коленном суставе.

Рядом исследователей описывается подколенный мускул у многих представителей хвостатых и бесхвостых амфибий, причем разные авторы, исходя, вероятно, из особенностей топографии мускула, описывают его под различными названиями. У хвостатых подколенный мускул начинается от fibula, идет через берцовое межкостное пространство и оканчивается на tibia. Бронн (H. G. Bronn, 1878) обозначает его как m. fibulae-tibialis, Миварт (Mivart, см. Bronn, 1878) — как m. peronaeo-tibial; Гумфри (Humphry, см. Bronn, 1878) описывает этот мускул у Salamandra, Menopoma, Cryptobranchus под названием m. pronator tibiae, отмечая при этом, что m. pronator tibiae хвостатых соответствует m. popliteus млекопитающих.

У бесхвостых амфибий название «m. popliteus» Клечке (Kloetzke, см. Bronn, 1878) употребляет для обозначения мускула, расположенного с передней стороны конечности между бедром и голенью. Длинное сухожилие этого мускула начинается от передне-нижней поверхности condylus lateralis femoris и, прикрытое сухожилием ileo-femoro-cruralis, направляется на спинковую поверхность голени, где переходит в мускул, который прикрепляется к передне-латеральной поверхности нижней трети os cruris. Бронн обозначает этот мускул у бесхвостых как m. femoro-cruralis lateralis, Коллан (Collan) — как m. tibialis anticus minor, Ценкер (Zencker) — как m. tibialis anticus simplex, Ледебер (Ledeboer, см. Bronn, 1878) — как m. peronaeus. Следовательно, речь идет здесь о мускуле, не имеющем ничего общего с подколенным мускулом хвостатых. Вообще же подколенный мускул не является типичным элементом мускульного аппарата тазовой конечности всех амфибий. Он полностью редуцировался у зеленой и озерной лягушек (данные A. Ecker, 1887, и Мажуги, 1953) в связи с тем, что кости голени у них слились в одно звено.

Функциональной характеристики описанного мускула хвостатых и бесхвостых амфибий в литературе нет. Однако уже на основании только топографо-анатомического изучения мускула определенно можно сказать, что он не может быть сгибателем коленного сустава и у хвостатых амфибий является мускулом, активно воздействующим лишь на взаимное положение берцовых костей. Что же касается бесхвостых амфибий, то мускул, неправильно обозначаемый Клечке как подколенный, скорее выполняет у них роль экстенсора коленного сустава, чем флексора.

Мускул, располагающийся между большой и малой берцовыми костями, имеется и у пресмыкающихся, причем у ящериц межкостный мускул заметно разделен на две (верхнюю и нижнюю) части. Верхняя часть этого мускула — m. fibulo-tibialis superior, или m. popliteus (Bronn, 1890), развита не сильно. Начинается она от головки малоберцовой и верхней части большеберцовой костей, имеет косо-поперечное расположение волокон и фиксируется на верхней половине tibia. Нижняя часть межкостного мускула, m. fibulo-tibialis inferior, начинается от нижней половины fibula, также имеет косонисходящее направление волокон и фиксируется на нижней трети tibia. У ящериц с рудиментарными конечностями обе части мускула незаметны.

Сходное строение и топография подколенного мускула описаны и у хамелеонов. M. fibulo-tibialis superior s. popliteus отходит у них от внутренней поверхности головки малоберцовой кости и прикрепляется на нижних двух третях задней поверхности большой берцовой кости. M. fibulo-tibialis inferior начинается от нижней половины тибиальной поверхности fibula и фиксируется на нижней трети наружно-передней поверхности tibia.

У крокодилов межкостный берцовый мускул представлен одним небольшим мускулом, располагающимся между дистальными концами малой и большой берцовых костей; он имеет поперечное направление волокон и является как бы дистальным отделом m. tibialis posterior. Дорсально мускул прикрыт ligam. tibio-fibulare. Меккель (Meckel, см. Bronn, 1890) обозначает этот мускул у крокодилов как «Kniekehlmuskel», т. е. подколенный мускул.

M. interosseus cruris описан и у гаттерии, где он также расположен только между дистальными половинами берцовых костей. Направление волокон мускула косое (вниз и медиально), параллельное направлению m. extensor hallucis proprius.

У черепах межкостный берцовый, или подколенный, мускул отходит по всей длине малоберцовой кости, следуя косо вниз к большеберцовой кости, и выполняет роль активной межкостной мембраны, скрепляющей (по определению Бронна) между собой обе кости.

Боянус (Bojanus), Овен (Owen, см. Bronn, 1890) и Бронн (1890) обозначают этот мускул у черепах как m. interosseus cruris, Меккель описывает его, так же как и у крокодилов, под названием «Kniekehlmuskel».

Таким образом, у пресмыкающихся подколенный мускул также является только межкостным берцовым мускулом, заметно разделенным у некоторых из них на верхнюю и нижнюю части. Правда, нельзя считать окончательно выясненной идентичность этого мускула у различных представителей пресмыкающихся, так как у некоторых из них (ящерицы, хамелеоны) подколенным мускулом называется верхняя обособившаяся часть межкостного берцового мускула, тогда как у других (крокодилы, гаттерия, черепахи) обозначение это распространяется на весь межкостный берцовый мускул. Во всяком случае, вполне ясно, что у тех и других описываемый мускул, будь он аналогом или гомологом подколенного мускула млекопитающих, не может выполнять функции сгибателя коленного сустава хотя бы даже по условиям своего размещения (отсутствие связи с бедренной костью).

Как и у пресмыкающихся, подколенный мускул у птиц располагается только в про-

странстве между большой и малой берцовыми костями и не имеет отношения к бедру. Так, в руководстве по анатомии домашних птиц Э. К. Брандта (1875) содержится следующее описание этого мускула: «Подколенная мышца (m. popliteus) находится на задней поверхности голени и переходит поперек от малой берцовой кости к большой (а не происходит от бедра, как у млекопитающих)». Такие же данные получены и нами для ряда исследованных птиц. Имеются указания и на то, что у птиц подколенный мускул нередко отсутствует вообще (Дементьев, 1940).

Значительные различия в расположении и степени развития подколенного мускула существуют также у млекопитающих.

У аплацентарных млекопитающих (Monotremata, Marsupialia) мускул, описываемый как подколенный, расположен только в пределах межкостного берцового пространства и обозначается некоторыми исследователями (Bronn, 1874—1900) как m. pronator tibiae, или m. peronaeo-tibialis. У ехидны и утконоса он начинается от membrana interossea и fibula, прикрепляясь затем на задней поверхности tibia. Иннервируется той же ветвью n. tibialis, которая иннервирует и m. tibialis posterior.

Среди сумчатых имеются формы, у которых описываемый мускул занимает всю длину пространства между берцовыми костями и тесно соединен с межкостной мембраной (сумчатый медведь, сумчатый волк, кускус, сумчатые крысы), тогда как у сумчатой куницы он простирается только на 4/5 длины большой берцовой кости. У сумчатого муравьеда (Myrmecobius) Бронн (1874—1900) находил в этой области два обособленных мускула — верхний и нижний. Верхний, отходящий от головки малоберцовой кости и фиксирующийся на проксимальной трети большеберцовой кости, он обозначает как m. popliteus, а нижний, занимающий дистальную четверть межкостного пространства,— как pronator tibiae. Частичное разделение межкостного мускула на верхнюю и нижнюю части отмечено и у сумчатой крысы.

Другие исследователи (L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, W. Lubosch, 1938) обозначают обособившуюся верхнюю часть межкостного мускула как m. peronaeo-tibialis superior, нижнюю часть — как m. peronaeo-tibialis inferior.

У всех упомянутых сумчатых подколенный мускул, независимо от того, разделен он на две части или нет, имеет косое направление волокон (сверху и снаружи, вниз и внутрь), приблизительно треугольную форму проксимальной части, также с косым направлением мускульных волокон, и своим началом никогда не достигает надмыщелка бедренной кости.

С эпифизом бедренной кости подколенный мускул устанавливает связь только у плацентарных млекопитающих, хотя у некоторых из них (трубкозуб — Orycteropus) он распространен еще на все межкостное берцовое пространство. Начинаясь всегда от латерального надмыщелка бедренной кости, подколенный мускул у плацентарных оканчивается на большеберцовой кости, распространяясь на различную ее длину у разных животных. Так, у броненосцев, щитоносцев и ежей прикрепление нижнего конца мускула распространяется примерно на проксимальную половину большеберцовой кости, у ленивца и тенрека — на проксимальную ее треть. У златокрота и выхухоли подколенный мускул развит очень слабо, а у рукокрылых встречается только в рудиментарной форме.

Что касается представителей других отрядов плацентарных млекопитающих, то в сравнительно-анатомической литературе имеются указания на почти абсолютную аналогию в строении и топографии у них подколенного мускула. Заслуживает внимания, однако, тот факт, что у многих из этих животных (собака, волк, лисица, хорек, полуобезьяны), кроме m. popliteus, отмечено наличие m. peronaeo-tibialis (pronator tibiae), хотя и рудиментарного, располагающегося в верхнем углу spatium interosseum cruris. M. pronator tibiae наблюдался много раз даже у человека (Bronn, 1874—1900).

В начальном сухожилии подколенного мускула плацентарных (ленивцы, броненосцы, трубкозубы, хищники, грызуны, приматы) часто встречается сесамовидная кость, которая, по мнению Фюрста (Fürst, 1903), является остатком верхней части головки малоберцовой кости.

У исследованных нами млекопитающих также отмечено общее сходство в строении подколенного мускула; в то же время имеются и значительные различия в относительных размерах мускула, в функциональных и топографических соотношениях его с другими органами колена у различных животных.

Чтобы определить анатомические и функциональные особенности подколенного мускула, обусловленные различным типом опоры тазовой конечности, а отсюда — и значительной разнохарактерностью движений в бедро-коленном и бедро-берцовом сочленениях, мы изучали этот мускул во взаимосвязи с другими элементами коленного сустава на препаратах представителей стопо-, пальце- и фалангоходящих млекопитающих.

Определение относительной массы мускула у исследованных животных производилось путем сопоставления процентных величин, вычисленных для каждого животного из отношения веса подколенного мускула к весу бедренной кости. Сравнения массы подколенного мускула и массы бедренной кости у животных, обладающих различной массой тела, производились на основе того, что в организме все органы, в том числе и органы скелетно-мускульной системы, находятся в определенной коррелятивной зависимости как по отношению друг к другу, так и по отношению к телу в целом.

Анализ функции мускула в сочетании с функцией коленного сустава производился на препаратах и на живых животных.

Изложение наших данных считаем необходимым начать сравнительно-анатомической характеристикой подколенного мускула.

Стопоходящие

Бурый медведь (Ursus arctos) обладает массивным, мясистым, с резко ограниченной сухожильной головкой подколенным мускулом. Брюшко мускула имеет треугольную форму. Вершина треугольника обращена в сторону латерального надмыщелка бедренной кости, основание — вдоль задне-внутреннего края верхней половины большеберцовой кости (рис. 1).



Рис. 1. Подколенный мускул бурого медведя

а — бедренная кость, б — большая берцовая кость, в — малая берцовая кость



Рис. 2. Подколенный мускул речной выдры

а — бедренная кость, б, в — берцовые кости, г — латеральная везалиева кость

Несколько уплощенная спереди назад сухожильная головка мускула фиксируется в неглубокой ямке (fossa musculi poplitei) латерального надмыщелка бедренной кости и, располагаясь в специальном желобообразном углублении выпуклого края латерального мениска, направляется вниз и назад. До соединения с мускульным брюшком головка проходит под наружной продольной связкой бедро-берцового сустава и лежит на суставной поверхности задне-наружного края латерального мыщелка tibiae, формируя здесь своеобразный «сустав», синовиальная полость которого соединена с полостью наружного отдела бедро-берцового сустава.

В начальном отделе мускульного брюшка имеется небольшой сухожильный тяж, от которого вперед и в стороны отходят мускульные волокна. Вследствие того, что сухожильный тяж сравнительно короткий, а линия конечной фиксации мускула распространена на всю верхнюю половину большеберцовой кости, направление мускульных волокон показы-

вает выраженную веерообразность, хотя в действительности мускул является двуперистым. Верхним отделом передней поверхности мускул лежит непосредственно на капсуле сустава, тесно с ней соединяясь; нижним отделом этой же поверхности мускул прилегает к задней поверхности tibia. Нижне-задний край мускула граничит с головкой глубокого сгибателя пальцев.

Натяжение подколенного мускула на свежем препарате вызывает поворот внутрь голени и стопы (при фиксированном бедре). Эти пронаторные движения наиболее значительны при сгибании коленного сустава и почти не выражены в разогнутом суставе. Вообще бедро-берцовый сустав медведя допускает значительный размах вращательных движений, амплитуда которых достигает при согнутом суставе 33°. При сгибании и разгибании в коленном суставе смещение латерального мыщелка бедренной кости в передне-заднем направлении происходит одновременно со смещением латерального мениска, чему способствует расположение головки подколенного мускула в вырезке выпуклого края мениска.

Речная выдра (Lutra lutra). У выдры подколенный мускул также начинается мощной сухожильной головкой в ямке латерального мыщелка бедренной кости и, располагаясь спиралеобразно, заполняет собой нижний отдел подколенной ямки, прилегая передней поверхностью к капсуле сустава и к верхней части большеберцовой кости. Направление мускульных волокон спиралеобразное, соответствующее положению основной массы мускула (рис. 2). Прикрепление мускула вдоль задне-внутреннего края большеберцовой кости распространяется на $^2/_3$ ее длины. Медиальный край мускула заметно выступает за медиальный край большеберцовой кости, так что внутренняя поверхность голени в этой области контурируется подколенным мускулом. Сухожильная головка мускула сравнительно короткая, как и у медведя, проходит по желобообразной вырезке выпуклого края наружного мениска и по краю суставной поверхности наружного мыщелка большеберцовой кости.

Коленный сустав выдры допускает большой размах вращательных движений, наиболее выраженных в полусогнутом и согнутом состоянии. Натяжение подколенного мускула на препарате при фиксированной бедренной кости сопровождается пронацией голени и стопы с одновременным незначительным сгибанием в бедро-берцовом сочленении.

Речной бобр (Castor fiber). У бобра, в отличие от уже описанных стопоходящих, коленные эпифизы бедренной и большой берцовой костей очень расширены. В связи с этим подколенный мускул, при его небольших размерах, занимает у этого животного почти поперечное положение в нижнем отделе подколенной ямки, и нижняя граница его прикрепления распространена только на верхнюю четверть большеберцовой кости. При этом мускул лежит не на задней поверхности большеберцовой кости, а на мускульных головках глубокого пальцевого сгибателя.

Кроме отмеченных отличий в положении массы мускула, у бобра существуют особенности и в отношении подколенного мускула к другим компонентам коленного сустава. Так, поскольку латеральный коленный мениск у бобра развит сравнительно слабо и не достигает своим наружным краем суставных поверхностей мыщелков, подколенный мускул и не имеет здесь той интимной связи с менисковым аппаратом сустава, которая наблюдается у выдры и медведя. Однако и у бобра коленный сустав допускает вращательные движения значительного размаха (более 30°), которые в одинаковой степени возможны и в согнутом, и в разогнутом суставе. Этому способствует своеобразное устройство суставного рельефа мыщелков сочленяющихся костей, связочного и менискового аппаратов. Латеральный мениск у бобра представлен короткой, очень тонкой хрящевой пластинкой, прикрепляющейся к большеберцовой кости передней и задней связками, которые по длине превосходят мениск более чем в два раза.

Пальцеходящие

Собака (Canis familiaris). По форме и характеру фиксации подколенный мускул собаки сходен с подколенным мускулом других исследованных животных. Сухожильная головка мускула проходит косо вниз и назад по желобообразному углублению выпуклого края латерального мениска и располагается частично также на заднем отделе суставной поверхности латерального мыщелка tibiae. Передней поверхностью брюшка подколенный мускул располагается непосредственно на капсуле сустава и задней поверхности большеберцовой кости. Прикрепление мускула к



Рис. 3. Подколенный мускул домашней собаки

а — бедренная кость, *б*, *в* — берцовые кости, *г*, *д* — везалиевы кости



Рис. 4. Подколенный мускул динго

а — бедренная кость, *б*, *в* — берцовые кости

задне-внутреннему краю большеберцовой кости имеет место только в верхней трети ее длины. Направление мускульных волокон веерообразное (рис. 3).

В отличие от коленного сустава стопоходящих, допускающего большой размах пронаторно-супинаторных движений, в коленном суставе собаки эти движения незначительны и возможны только в согнутом суставе, когда коленная чашка находится в нижнем, сравнительно уплощенном, отделе блока бедренной кости для коленной чашки.

Представляет несомненный интерес тот факт, что у собаки, при наличии развитого подколенного мускула, имеется также m. peronaeo-tibialis (pronator tibiae). Этот, хотя и рудиментарный, но вполне обособленный мускул расположен в виде небольшой мускульной пластинки в верхнем углу межкостного берцового пространства непосредственно под подколенным мускулом и тесно соединен с межкостной мембраной. Нижний край m. peronaeo-tibialis достигает сосудисто-нервного пучка, который идет через межкостное пространство на переднюю поверхность голени.

Динго (Canis dingo). Топография подколенного мускула такая же, как и у собаки. Мускул треугольной формы, сравнительно неболь-

шой, располагается в области подколенной ямки, непосредственно прилегая к капсуле сустава и задней поверхности tibia (рис. 4). Натяжение мускула сопровождается незначительными ротаторными движениями в бедро-берцовом сочленении, которые более выражены в согнутом суставе. У динго также имеется m. peronaeo-tibialis (рис. 5).



Рис. 5. М. peronaeo-tibialis динго
а — большая берцовая кость б — малая берцовая кость

Хорек (Mustela putorius). M. popliteus треугольной формы с двуперистым расположением мускульных волокон, развит сравнительно слабо и расположен аналогично подколенному мускулу других пальцеходящих. Вдоль мускула имеется сухожильный тяж, от которого косо в стороны размещены пучки мускульных волокон. Сухожильной головкой мускул начинается на латеральном надмыщелке бедренной кости, затем проходит по наружному краю латерального мениска, располагаясь в специальном пологом желобке и, перебрасываясь через задний край наружного мыщелка большеберцовой кости, идет в область подколенной ямки. Оканчивается мускульно вдоль задне-внутреннего края верхней трети tibia.

Отметим попутно, что как по строению коленного сустава[1], форме бедренной и берцовых костей, так и по развитию и топографии подколенного мускула тазовая конечность хорька занимает как бы промежуточное место между конечностью стопо- и пальцеходящих, приближаясь больше к таковой пальцеходящих.

Фалангоходящие

Антилопа голубой гну (Connochaetes taurinus). Подколенный мускул очень массивный и почти не содержит сухожильных тяжей. В начальной части мускула в расположении волокон имеется выраженная двуперистость, которая постепенно исчезает к средине мускула и в конечном его отделе отсутствует совершенно. Примерно в центре мускульного брюшка через всю толщу подколенного мускула, с его передней на заднюю поверхность, проходят весьма крупные кровеносные сосуды, направляющиеся к органам задней поверхности колена и голени и являющиеся ветвями подколенных кровеносных магистралей.

Сухожильная головка длиннее с передней поверхности мускула, чем с задней, скользит по задне-наружной поверхности выпуклого края латерального мениска, а также по задне-наружному суставному выступу латерального мыщелка бедренной кости. Прикрепление мускула на большеберцовой кости распространено на $^1/_3$ ее длины вдоль медиоплантарного края (рис. 6).

Натяжение мускула вызывает вращательные движения в бедро-берцовом суставе. При этом происходит перемещение спереди назад наружного мыщелка бедренной кости (при фиксированной голени), тогда как в медиальном отделе сустава происходит поворот мыщелка без заметного

[1] Некоторая асимметрия в расположении мыщелков бедренной и большеберцовой костей, почти плоский блок для коленной чашки, большое межкостное берцовое пространство являются признаками, приближающими тазовую конечность хорька по строению к тазовой конечности стопоходящих.

смещения его в передне-заднем направлении. Одновременно и в равной степени с латеральным мыщелком смещается и латеральный коленный мениск.

Указанные движения особенно хорошо выражены, если натяжение подколенного мускула сочетается со сгибанием в суставе. При фиксированном бедре действие подколенного мускула проявляется в виде пронации голени с одновременным незначительным сгибанием в коленном суставе.

Тур кавказский (Capra caucasica). Массивный, треугольной формы подколенный мускул своей массой заполняет нижний отдел подколенной ямки. Вершина мускульного треугольника направлена вперед и латерально к наружной поверхности латерального мыщелка бедренной кости. Основание его расположено вдоль задне-внутреннего края верхней трети большеберцовой кости. Верхний край мускула почти достигает уровня щели бедро-берцового сустава, нижний край расположен по косой — от нижне-наружного края латерального мыщелка бедренной кости до уровня границы верхней и средней третей голени. Следовательно, точки фиксации и топография мускула примерно такие же, как и у антилопы, однако двуперистость в расположении мускульных волокон в начальном отделе мускула у тура выражена меньше, чем у антилопы. Сходен и функциональный эффект, видимый в коленном суставе тура при натяжении подколенного мускула на нефиксированном препарате.



Рис. 6. Подколенный мускул антилопы-гну

а — бедренная кость, б—большая берцовая кость, в — сосуды, проникающие через подколенный мускул

Отметим попутно, что у тура и других исследованных копытных головки икроножного мускула, помимо прикрепления на плантарной поверхности нижнего конца бедренной кости, прикрепляются также к плантарному отделу капсулы бедро-берцового сустава на значительной части ее поверхности. Такая фиксация мускула обеспечивает до известной степени напряжение плантарного отдела капсулы во время сгибания в суставе, предотвращая таким образом возможность ее ущемления.

Сибирский козерог (Capra sibirica). Топография и фиксация подколенного мускула у козерога такие же, как у тура. Мускульная часть его продолжается до соприкосновения с задне-наружным краем латерального мениска, после чего переходит в сухожильную головку, которая проходит под ligam. femorofibulare и фиксируется в fossa m. poplitei латерального надмыщелка бедренной кости. Прикрепление мускула вдоль задне-внутреннего края tibia распространено на $^1/_3$ ее длины. Расположение мускульных волокон веерообразное. Верхняя граница мускула лежит примерно на уровне щели сустава, нижняя граница проходит по косой — от края латерального надмыщелка бедренной кости до уровня границы между верхней и средней третями голени.

Натяжение мускула при фиксированном бедре вызывает поворот внутрь (пронацию) голени за счет вращения в бедро-берцовом суставе. Центр вращения при этом расположен в медиальном отделе последнего. Размах пронаторных движений нарастает по мере сгибания в коленном суставе.

Коза ангорская (Capra hircus). M. popliteus ангорской козы развит и расположен примерно так же, как у козерога.

Як (Bos grunniens). Массивный подколенный мускул располо-

жен так же, как и подколенный мускул антилопы. Коленный сустав яка в согнутом положении позволяет производить значительные вращательные движения, почти невозможные в разогнутом суставе. Размах смещений латерального коленного мениска в передне-заднем направлении вдвое больше, чем медиального.

Длинниковая ось бедренной кости смещена медиально по отношению к длинниковой оси большеберцовой кости, что характерно для тазовой конечности всех крупных копытных.

О функции подколенного мускула

Рассмотрим теперь функциональные особенности подколенного мускула у представителей различных классов позвоночных, исходя из особенностей строения и функции их тазовых конечностей.

Выше уже упоминалось, что о подколенном мускуле земноводных как о гомологе подколенного мускула млекопитающих можно говорить только в отношении хвостатых амфибий. Большая и малая берцовые кости у представителей хвостатых амфибий весьма подвижно соединены между собой; проксимальные концы берцовых костей участвуют в формировании коленного сустава. Находясь в водной среде, хвостатые[2] совершают тазовыми конечностями значительные пронаторно-супинаторные движения, в чем немаловажную роль, несомненно, играет подвижное соединение берцовых костей. Мускул, располагающийся в межкостном берцовом пространстве и обозначаемый одними исследователями как m. peronaeotibialis, другими — как m. pronator tibiae s. popliteus, активно определяет взаимосмещения указанных костей, не оказывая при этом непосредственного воздействия на движения в коленном суставе. Следует упомянуть, что коленный сустав у хвостатых амфибий вообще построен оригинально. Здесь, по сути дела, нет сустава в обычном понимании, поскольку коленные эпифизы бедренной и обеих берцовых костей соединены между собой непрерывно соединительнотканной массой. Такой тип соединения Гиртль (Hyrtl, см. Bronn, 1878) в свое время обозначил как agonarthrosis.

Что же касается бесхвостых земноводных, то у них указанный мускул, надо полагать, полностью редуцировался в связи с тем, что берцовые кости (tibia и fibula) слились в одну кость. Понятно, что слияние берцовых костей, а также другие превращения в аппарате движения (формирование истинных суставов, сухожильно-связочных аппаратов) у Anura явились следствием приспособления их к передвижению на суше прыжками.

Обозначение m. popliteus, употребленное Клечке для мускула, который расположен у бесхвостых на разгибательной поверхности коленного сустава, является, повидимому, перенесенным механически на мускул, не имеющий ничего общего с подколенным, и поэтому должно быть отброшено.

Более отвечающими расположению и функции этого мускула бесхвостых являются обозначения других авторов: Бронна (m. femoro-cruralis lateralis), Коллана (m. tibialis anticus minor), Ценкера (m. tibialis anticus simplex) или Ледебера (m. peronaeus).

У рептилий с хорошо развитыми конечностями голень всегда состоит, как известно, из двух костей (tibia и fibula), подвижно соединенных между собой. Большая и малая берцовые кости рептилий допускают по отношению друг к другу значительные пронаторно-супинаторные движения, которые напоминают соотносительные движения костей предплечья. Движения эти, выраженные в равной степени как в фазе выноса конечности, так и в фазе опоры, не являются пассивной комбинацией во взаиморасположении tibia и fibula, происходящей в результате движений в других

[2] Мы производили наблюдения за движениями тазовых конечностей аксолотля.

звеньях конечности, а осуществляются путем активных сокращений межкосного (подколенного) мускула. Поскольку конечности наземных черепах испытывают относительно большую загрузку, связанную с перемещением массивного тела, иммобилизированного панцырем, то и указанный мускул у них более развит, чем у других пресмыкающихся. Это видно хотя бы из того, что у черепах мускул своей массой заполняет все межкостное пространство голени. У крокодилов силовое пронаторно-супинаторное взаимосмещение берцовых костей, в связи с передвижением в воде, осуществляется более свободно, поэтому межкостный берцовый мускул у них развит только в дистальном отделе межкостного пространства, да и малая берцовая кость у крокодилов значительно менее развита и короче, чем большеберцовая.

Подобную функцию выполняет подколенный мускул и у тех птиц, у которых он имеется. Однако участие здесь мускула в активном воздействии на взаиморасположение костей голени менее выражено, так как берцовые кости у птиц допускают лишь незначительные смещения по отношению друг к другу. Хотя малая берцовая кость и принимает участие в формировании коленного сустава, она развита сравнительно слабо, и у многих птиц своим проксимальным концом сращена с большой берцовой костью, не достигая дистальным отделом тарсального сустава. Потеря взаимной подвижности пассивных элементов всегда влечет за собой, как известно, редукцию мышц, воздействующих на эти элементы. Вот почему у птиц, у которых кости голени срастаются между собой, подколенный (межкостный) мускул отсутствует.

Рассматривая топографо-анатомические данные о подколенном мускуле в ряду позвоночных, мы уже отмечали, что подколенный мускул начинается на эпифизе бедренной кости лишь у плацентарных млекопитающих. У представителей других подклассов млекопитающих мускул расположен только в пределах межкостного берцового пространства с более или менее выраженным разделением на верхнюю и нижнюю части. Естественно, что при такой позиции, занимаемой мускулом, сокращения его будут оказывать воздействие только на берцовые кости. Наличие межкостного мускула у однопроходных и сумчатых и обусловлено подвижностью малой берцовой кости по отношению к большеберцовой.

Подвижность эта определена, с одной стороны, участием головки fibula в формировании коленного сочленения (ехидна, утконос), а с другой — наличием на fibula проксимального костного отростка, напоминающего собой бугор локтевой кости и являющегося местом фиксации мускулов, действующих на коленный сустав (однопроходные, многие сумчатые).

Опытами Юнга (Young, см. Bronn, 1874) на некоторых сумчатых установлено, что пронаторно-супинаторные движения костей голени весьма ограничиваются сильной, по его обозначению, ligamentum accessorium laterale externum коленного сустава, поэтому смещения fibula возможны только в передне-заднем направлении и осуществляются мускульной массой, расположенной между берцовыми костями. Мускульная масса соответствует, по Юнгу, m. m. popliteus и pronator tibiae. Сокращение волокон верхнего отдела межкостного мускула вызывает смещение головки малоберцовой кости назад и медиально, тогда как сокращение нижней порции мускула смещает дистальный конец fibulae вперед и медиально.

Неодинаковая степень развития межкостного мускула у различных представителей сумчатых обусловлена, надо полагать, как различиями в экскурсиях малоберцовой кости, так и величиной силовой загрузки тазовой конечности вообще.

Но и среди плацентарных степень развития подколенного мускула и его соотношения с компонентами коленного сустава далеко не одинаковы. У наземных стопоходящих форм отношение веса подколенного мускула к

весу бедренной кости составляет 9% и более, в то время когда у пальцеходящих животных это отношение всегда меньше 9%. У фалангоходящих величина отношения опять возрастает, причем у форм, обладающих большой массой тела, она значительно больше, чем у стопоходящих и мелких копытных.

Если фиксация подколенного мускула на большеберцовой кости у исследованных стопоходящих распространяется на $^1/_2$—$^2/_3$ ее длины, то у пальцеходящих она ограничивается проксимальной четвертью, а у копытных занимает, как правило, лишь верхнюю треть длины tibia.

Если сухожильная головка подколенного мускула у стопоходящих (медведь, выдра) расположена в глубоком желобе выпуклого края латерального мениска, а у пальцеходящих (собака, лисица) она в той или иной степени касается этого края, то у бобра головка мускула совершенно не достигает мениска. Кроме того, у ряда представителей плацентарных (псовые, некоторые куницевые, полуобезьяны), как уже отмечалось, помимо хорошо развитого m. popliteus, имеется также m. peronaeo-tibialis, который расположен в верхнем углу межкостного пространства.

Чем же обусловлены эти и другие особенности в степени развития и топографии подколенного мускула у рассматриваемых представителей млекопитающих?

Мы уже упоминали о том, что натяжение подколенного мускула на препарате при фиксированном бедре сопровождается пронацией голени (и, естественно, ниже расположенных звеньев конечности), размах которой неодинаков у различных животных. Размах пронации, вызываемой натяжением мускула, у большинства исследованных животных увеличивается параллельно нарастанию сгибания в коленном суставе. И только в коленном суставе бобра пронаторно-супинаторные движения почти одинаково выражены как при сгибании, так и при разгибании.

Известно, что у животных вынос и опора тазовой конечности сопровождаются ее пронаторно-супинаторными движениями в строго определенном их сочетании. Однако движения тазовой конечности как целого рассматривались до сих пор, исходя только из движения в тазобедренном суставе, в связи с чем сложилось неправильное представление о сочетанности движений в других звеньях конечности. Поэтому в процессе изучения функции подколенного мускула прежде всего возникла необходимость выяснения характера смещений в коленном суставе во время поступательных передвижений животного, так как без этого правильно оценить функцию мускула невозможно.

Вынос конечности вперед у наземных млекопитающих сопровождается супинацией бедренной кости с абдукцией, и, наоборот, опора конечности и отталкивание тела вперед происходят одновременно с пронацией и аддукцией бедренной кости. Если бы отмеченные пронаторно-супинаторные движения бедра в такой последовательности передавались и на дистальные звенья конечности, то опорный ее отдел совершал бы на почве сверлящие движения с размахом их у некоторых стопоходящих и копытных 30° и более. Это бы было сопряжено не только с дополнительным расходованием мышечной энергии, но и с потерей достаточной устойчивости опирающейся конечности, поскольку каждый момент опоры был бы связан со сменой положения ее опорного отдела на почве. Однако в действительности этого не бывает. Следовательно, pronatio и supinatio бедра должны как бы нивелироваться движениями противоположного направления в других звеньях конечности.

Если это так, то где же именно такие движения происходят?

Мы уже отмечали, что коленному суставу всех исследованных млекопитающих одновременно с флексорно-экстенсорными движениями свойственны и пронаторно-супинаторные движения, выраженные в большей или в меньшей степени. При этом сгибание в суставе сопровождается пронацией голени и ниже расположенных звеньев, а разгибание синхронно

сопровождается ее супинацией по отношению к бедру. Степень pronatio увеличивается параллельно увеличению flexio; точно так же supinatio нарастает при extensio.

Таким образом, в фазе выноса конечности, сопровождающейся сгибанием в коленном суставе, голень и вместе с ней все дистальные звенья совершают по отношению к бедру pronatio, т. е. движения, обратные по направлению тем, которые в это время совершает бедро. В фазе опоры конечности и отталкивания тела вперед, сопровождающейся разгибанием в коленном суставе и пронацией бедра, голень совершает по отношению к бедру supinatio. Одновременное сочетание в коленном суставе противоположных по направлению движений бедра и голени и обеспечивает устойчивую опору, а также перемещение конечности в строго определенном направлении без выраженных вращательных движений в ее дистальных звеньях.

Однако pronatio и supinatio голени не вытекают из основных движений (flexio и extensio) в коленном суставе в силу каких-то особых устройств суставного рельефа, а совершаются действием сил активного аппарата и, в частности, подколенного мускула. Сокращение m. popliteus, фиксированного на крайних боковых точках сочлененных костей и расположенного по спирали в области сустава, вызывает только взаимное вращение этих костей. Поскольку же во время выноса конечности бедро является фиксированным звеном, а дистальный отдел конечности свободен, то сокращение подколенного мускула проявляется в виде поворота внутрь (pronatio) висящей части конечности, расположенной ниже коленного сустава, ровно настолько, насколько супинировано в это время бедро. Дистальный отдел конечности поэтому не производит вращательных движений. Вращение в коленном суставе освобожденной от опоры конечности вызывается, следовательно, силой сокращения подколенного мускула и связано с соответствующим смещением мыщелков tibia и коленных менисков по отношению к мыщелкам бедренной кости, которые вновь занимают исходное положение под действием нагрузки при опоре на конечность. Подколенный мускул в этот период силой своего физиологического тонуса способствует плавному вращению (пронации) бедренной кости на суставной поверхности большеберцовой кости, в то время когда последняя при опоре остается неподвижной. Что же касается действия m. popliteus на коленный сустав как флексора, то таковым он является лишь постольку, поскольку фаза flexio в суставе совпадает с фазой pronatio.

Для проверки функции подколенного мускула на живом животном мы произвели следующий опыт: у взрослой козы (Capra hircus) после предварительной местной анестезии и продольного разреза кожи и подкожных тканей на наружной поверхности колена была перерезана сухожильная головка m. poplitei. Чтобы исключить влияние на функцию конечности болевых ощущений, коленный сустав дополнительно анестезировался внутрикапсулярно. После такой операции животному предоставили возможность свободно передвигаться. Эффект получился весьма убедительный. Оперированная (левая) конечность при выносе и опоре оставалась супинированной в коленном суставе настолько, что пяточный бугор таранной кости был обращен внутрь. Сгибание же в коленном суставе оперированной конечности ничем не отличалось от сгибания в коленном суставе контрольной (правой) конечности.

Таким образом, опыт потверждает, что основной функцией подколенного мускула является не сгибание коленного сустава, а обеспечение известного объема вращательных движений в этом суставе, благодаря которым опорный отдел конечности получает возможность сохранять устойчивое положение.

Подобные результаты получены нами в таком же опыте на собаке, однако вызванная операцией супинация нижних звеньев конечности у нее гораздо менее выражена, чем у козы.

В связи с этим понятна и неодинаковая степень развития подколенного мускула у различных млекопитающих, что, несомненно, определяется объемом вращательных движений в коленном суставе. Наибольший размах такие движения имеют в суставе стопоходящих и крупных копытных, поэтому и m. popliteus у этих форм хорошо развит, тогда как у пальцеходящих его развитие выражено значительно меньше.

В предыдущих работах мы уже анализировали условия, определяющие величину ротации в коленном суставе стопо-, пальце- и фалангоходящих млекопитающих, и к этому возвращаться нет необходимости (Мажуга, 1953). Упомянем лишь попутно, что вращательные движения в коленном суставе сильнее всего выражены у тех форм, у которых имеется наибольшая асимметрия в расположении и развитии мыщелков бедра и голени, при одновременно уплощенном или скошенном блоке для коленной чашки.

Косое (винтообразное) направление trochlea patellaris согласует пронаторно-супинаторные движения в суставе коленной чашки с такими же движениями в бедро-берцовом суставе, и поэтому выражено у тех животных (крупные копытные), у которых эти движения приобретают наибольший размах.

У других млекопитающих (пальцеходящие) вращательные движения в коленном суставе ограничены, о чем свидетельствуют особенности строения бедро-берцового сустава (симметричное расположение и одинаковое развитие мыщелков, небольшая подвижность менисков, связок), а также характер устройства суставного рельефа бедро-коленного сустава. Сагиттальное расположение у пальцеходящих желоба блока для коленной чашки допускает такие движения только при положении patellae в нижнем уплощенном отделе блока.

В противоположность этому короткая, широкая и совершенно плоская суставная поверхность для коленной чашки на бедренной кости у стопоходящих не может представлять в этом отношении препятствий.

Заслуживает внимания то обстоятельство, что обособление в коленном суставе трех прямых связок коленной чашки (ligamenta recta patellae) наблюдается только у животных, обладающих винтообразным блоком для коленной чашки. Роль их здесь, очевидно, не только статическая — она заключается также в обеспечении устойчивости направленных скольжений коленной чашки по винту.

Нельзя считать, однако, что степень выраженности подколенного мускула и объем пронаторно-супинаторных движений в коленном суставе являются своеобразным стандартом для всех животных с опорой данного типа (стопо-, пальце- и фалангохождение). Необходимо учитывать не только характер опоры, но и приспособление конечностей к различному образу жизни животного вообще. Так, например, у речного бобра, в отличие от прочих исследованных стопоходящих, пронаторно-супинаторные движения одинаково выражены в согнутом и разогнутом коленном суставе. Одновременно с этим у бобра отмечены и особенности в топографии подколенного мускула и в его отношениях к другим органам сустава, о чем уже упоминалось выше.

Вполне понятными эти особенности становятся при наблюдении за движениями конечностей у живого животного. Как только бобр входит в воду, тазовые конечности его принимают сильно пронированное положение при разогнутых суставах, в том числе и коленном, так что подошвенная поверхность стопы поворачивается вверх. Несомненно, что пронаторные движения в коленном суставе при этом играют не последнюю роль. Следовательно, функциональные особенности коленного сустава и особенности топографии подколенного мускула у бобра определены приспособлением его тазовых конечностей к плаванию.

Различия в строении коленного сустава млекопитающих в зависимости от условий функции тазовых конечностей отмечены и другими иссле-

дователями. Так, В. Г. Касьяненко (1948), исследуя коленный сустав ряда представителей насекомоядных, грызунов и хищников, установил наличие у многих исследованных им животных очаговых окостенений в коленных менисках — так называемых менисковых костей.

Характерно, что, по данным В. Г. Касьяненко, менисковые кости наиболее развиты и постоянно встречаются в коленном суставе прыгающих форм (белки, зайцы, тушканчики и др.), т. е. форм, в коленном суставе которых, по нашим данным, пронаторно-супинаторные движения сведены до минимума. В то же время у животных, движения в коленном суставе которых не ограничены только сгибанием и разгибанием, коленные мениски, как правило, хрящевые. Не требует особых доказательств то обстоятельство, что различное устройство менискового аппарата коленного сустава обусловлено приспособлением тазовых конечностей к определенному способу опоры и передвижения животного.

В. Г. Касьяненко обращает внимание также на различную степень перфорации коленных менисков у исследованных животных. В этом отношении заслуживают внимания данные, касающиеся особенностей строения коленных менисков выхухоли (Myogale moschata). Как уже упоминалось, узкие и тонкие коленные мениски бобра, при их подвижном прикреплении, допускают большую свободу вращательных движений в коленном суставе. Повидимому, широкая перфорация коленных менисков выхухоли также связана с этим обстоятельством и определена объемом пронаторно-супинаторных движений конечности во время плавания животного. У землероек, живущих в различной среде, строение коленных менисков, по данным В. Г. Касьяненко, также неодинаковое: если у водяной землеройки (Neomys fodiens) мениски сплошь хрящевые, то у землеройки-бурозубки (Sorex aranaeus) они содержат менисковые кости.

Уместно здесь сослаться и на данные Г. С. Абельянца (1950) относительно различного объема вращательных движений в коленном суставе некоторых копытных. Так, если у свиньи, по наблюдениям автора, размах вращательных движений в коленном суставе равен 12°, то у крупного рогатого скота и лошади он достигает 30°. Соответственно этому у них наблюдается и различная степень скошенности блока бедренной кости для коленной чашки. Указанные различия в размахе взаимосмещений бедренной и берцовых костей в коленном суставе, с одной стороны, у свиньи, с другой стороны — у коровы и лошади обусловлены неодинаковой степенью супинации и пронации бедра во время выноса и опоры конечности.

В заключение отметим, что строение, топография и степень выраженности подколенного мускула у различных позвоночных обладают большим разнообразием. Однако имеются все основания полагать, что m. popliteus плацентарных млекопитающих является не чем иным, как обособившейся проксимальной частью m. peronaeo-tibialis низших форм, которая приобрела новую точку фиксации в процессе эволюции в связи с иными условиями функции их тазовых конечностей.

Сухожильную межкостную мембрану, развитую в той или иной степени у млекопитающих (у которых fibula сохраняется), следует рассматривать как остаток межкостного мускула, превратившегося в сухожилие в связи с потерей подвижности между берцовыми костями. В подтверждение этого предположения можно сослаться на факт наличия m. peronaeo-tibialis у тех животных, у которых большая и малая берцовые кости обособлены (псовые, некоторые куницевые и др.).

Название m. pronator tibiae, употребляемое некоторыми исследователями для обозначения межкостного мускула низших позвоночных, может быть применено и по отношению к подколенному мускулу млекопитающих, поскольку основной его функцией является пронирование большеберцовой кости и ниже расположенных звеньев конечности, а не сгибание колена.

Литература

Абельянц Г. С., 1950. Коленный сустав некоторых домашних копытных (функциональный анализ), Тр. Киевск. вет. ин-та, т. X.

Автократов Д. М., 1927. Курс анатомии сельскохозяйственных животных, ч. 1, М.— Л.

Брандт Э. К., 1875. Анатомия домашних птиц, СПб.

Дементьев Г. П., 1940. Руководство по зоологии, т. VI. Птицы, М.— Л.

Касьяненко В. Г., 1947. Аппарат движения и опоры лошади (функциональный анализ), Киев.— 1948. Об особенностях специализации коленного сустава у некоторых млекопитающих, Тр. Ин-та зоол. АН УССР, т. 1.— 1951. Опыт функционального анализа аппарата движения и опоры некоторых млекопитающих, Тр. Всесоюзн. съезда анат., гистол. и эмбриол.

Климов А. Ф. и Акаевский А. И., 1950. Анатомия домашних животных, т. 1, М.

Мажуга П. М., 1953. Кровоснабжение коленного сустава в свете его строения и функции (дисс.), Киев.

Тонков В. Н., 1953. Учебник анатомии человека, т. 1, Л.

Bolk L., Göppert E., Kallius E., Lubosch W., 1938. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. V, Berlin.

Bronn H. G., 1869. Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs, Bd. VI, 4. Abt., Vögel, Leipzig.— 1874—1900. Klassen und Ordnungen, Bd. VI, 5. Abt., Säugetiere, Leipzig.— 1878. Klassen und Ordnungen, Bd. VI, 2. Abt., Amphibien, Leipzig.— 1890. Klassen und Ordnungen, Bd. XI, 3. Abt., Reptilien, Leipzig.

Ecker A., 1887. Die Anatomie des Frosches, Zw. Aufl., Braunschweig.

Ellenberger W., Baum H., 1943. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere, Berlin.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

К ФАУНЕ ЛИСТОЕДОВ (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) СРЕДНЕЙ АЗИИ

Л. Н. МЕДВЕДЕВ

Кафедра энтомологии Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

При обработке материалов по фауне листоедов Средней Азии нами был установлен ряд новых форм. Имея в виду в дальнейшем обработку фауны листоедов СССР и учитывая их немаловажное хозяйственное значение, мы публикуем здесь некоторые данные из наших материалов.

1. Crioceris asparagi turcestanicus, sbsp. n. L. Med. Близок к типичной форме, но хорошо отличается от нее стройным удлиненным телом, более узкой, продолговатой переднеспинкой, гораздо более длинными надкрыльями, крупной, густой пунктировкой переднеспинки и отсутствием на ней пятна (иногда, впрочем, слабо намеченного).

Туркмения, Кара-Кала, 26. V 1952, 3 экз. (О. Крыжановский); Иран, Астрабад, 6. V 1928, 6 экз.

Повидимому, этот подвид довольно широко распространен по Средней Азии и Северному Ирану, замещая здесь типичную форму.

2. Описанная Сольским в 1881 г. Antipa rufina должна быть перенесена в род Clytra Laich. (так как у самцов голова и челюсти не увеличены и передние ноги не удлиненные) и сближена с Clytra atraphaxidis Pall.

Ввиду недостаточных сведений по распространению данного вида приводим несколько указаний: Туркмения, Кара-Кала (О. Крыжановский), Кизил-Арват, 15. V 1953 (Поливанова), Кара-Бугаз, 19. V 1953.

3. Cryptocephalus karakalensis, sp. n. L. Med. Тело короткое, сильно выпуклое. Голова плоская, глаза слабо выемчатые, наличник и лоб в умеренно густой мелкой пунктировке, с неглубоким продольным вдавлением посредине; верхняя губа поперечная, в густых белых волосках. Усики прикреплены между глаз, несколько ниже выемки; первый-четвертый членики блестящие, в единичных волосках, пятый-одиннадцатый — в точках и густых волосках; первый членик утолщенный, второй короткий, округлый, едва продолговатый, третий и четвертый тонкие, значительно длиннее второго (четвертый немного длиннее третьего), пятый членик длиннее четвертого, в 2,5 раза длиннее второго, шестой-седьмой несколько короче, но шире пятого, восьмой-десятый едва короче и шире шестого-седьмого члеников, одиннадцатый членик удлиненный, с перехватом перед вершиной.

Переднеспинка сильно выпуклая, поперечная, ширина ее у основания вдвое превышает длину; блестящая, в мелких сглаженных умеренно густых точках, основание ее двувыемчатое, с тремя зубчиками перед щитком. Щиток продолговато-треугольный с притупленно-округленной вершиной и вдавлением у середины основания. Надкрылья короткие, их длина

едва превышает общую ширину, в мелкой густой пунктировке, слагающейся в сильно спутанные ряды, плечевой бугорок слабо выражен. Эпиплевры в передней половине широкие, у середины резко суженные.

Переднегрудь в густой грубой пунктировке, с двумя острыми шипиками посредине заднего края, передние тазики открытые. Заднегрудь с продольной бороздкой, углубляющейся кзади, в крупных рассеянных точках и с поперечными морщинками посредине. Бочки заднегруди в густых серебристо-белых прилегающих волосках. Брюшко в рассеянных волосках, I стернит в густой и крупной, прочие — в редкой неравномерной пунктировке; V стернит с плоской ямкой посредине и с неглубокими поперечными вдавлениями по краям. Пигидий в густых волосках. Ноги в густых волосках, бедра короткие, голени в основании тонкие, к вершине расширенные, слабо изогнутые; лапки равны по длине бедрам, первый членик продолговато-треугольный, второй — коротко-треугольный, третий едва длиннее второго, коготковый членик выдается из выемки третьего на половину своей длины, коготки с тупым зубчиком у основания.

Черный; голова, за исключением челюстей, усики, переднеспинка, надкрылья, ноги и шипики переднегруди красноржые; переднеспинка с двумя черными пятнами; плечевое пятно на надкрыльях, слабо намеченное пятно у щитка и пятно за серединой у бокового края — черные. Длина тела — 4,8 мм, ширина — 3,9 мм.

Юго-западная Туркмения, в 4 — 10 км севернее Кара-Кала, 26. V 1952, один самец на Atraphaxis (О. Крыжановский).

Тип находится в коллекции Зоологического института АН СССР.

Относится к намеченному Д. И. Оглоблиным подроду Sopidus, характеризуемому длиной когтевого членика, и близок к C. coronatus Sffr., отличаясь вместе с последним от прочих представителей подрода переднеспинкой, ширина которой вдвое превосходит длину (у прочих видов — лишь в 1,5 раза).

От C. coronatus Sffr. легко отличим по величине, окраске, нежной и негустой пунктировке верха и по спутанным рядам точек (у C. coronatus Sffr. отсутствуют всякие следы рядов).

ИЗГОТОВЛЕНИЕ КОЛЛЕКЦИЙ МЕЛКИХ РЫБ С СОХРАНЕНИЕМ ИХ ОКРАСКИ

Г. В. САМОХВАЛОВА

Биолого-почвенный институт Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Работая в течение ряда лет над изучением живородящих аквариальных рыб[1], мы поставили себе задачей найти способ коллекционирования их с сохранением окраски. Как известно, при обычных способах хранения водных организмов в спирте или формалине происходит быстрое выцветание объектов, причем сохраняется, как правило, только черный пигмент (меланин). Иногда при разведении живородок встречаются редкие комбинации по окраске, которые хотелось бы сохранить; но надежных способов сохранения окраски мокрых препаратов мы не знаем.

В 1938 г. нами был применен способ изготовления сухих препаратов рыб, который дал хорошие результаты в отношении сохранения их окра-

---

[1] Г. В. Самохвалова, Изв. АН СССР, № 4, 1938 и № 1, 1941; ДАН СССР, т. XX, № 6, 1938 и т. XXIV, № 6, 1939.

ски. Для обработки мы брали только что умерших или усыпленных эфиром рыбок. Для усыпления мы помещали рыбок в небольшой сосуд с водой, куда добавляли несколько капель эфира. Через несколько минут, после встряхивания сосуда, рыба засыпала. После этого мы помещали ее в боковом положении на стеклянную пластинку, причем на стекле тщательно расправляли хвостовой плавник. Спинной и грудные плавники также осторожно расправляли на кусочке тонкой прозрачной папиросной бумаги.

Подготовленная таким образом рыба помещалась на 15 мин. в температуру 100—120° для того, чтобы закрепилась ее форма, а затем досушивалась в термостате при температуре 37° в течение 2—3 суток. Время содержания рыбы в условиях повышенной и умеренной температуры несколько варьировалось в зависимости от размеров рыбы и ее окраски. Так, более крупных рыб (длиной в 7 и 10 см) и более темных по окраске мы держали несколько дольше при повышенных температурах; наоборот, более мелких рыб и рыб светлой окраски — меньше.

Слишком долгое пребывание в среде с высокой температурой вызывает изменение окраски, особенно светлых тонов, и появление бурых пятен, а иногда и полное побурение всего объекта. Наоборот, содержание рыбы с самого начала высушивания при умеренных температурах приводит вследствие постепенной потери влаги к сморщиванию объекта и его порче. Наилучшие результаты, таким образом, в смысле сохранения формы и окраски рыбы нами были получены при применении разных температур при высушивании — вначале повышенных и затем умеренных.

После высушивания рыбу снимали со стекла острой бритвой. Особую осторожность при этом следует проявлять при отделении хвостового плавника. Так же осторожно мы отделяли папиросную бумагу со спинного и грудных плавников или только обрезали ее по краям. Затем мы помещали рыбу на вату под стекло в обычную энтомологическую коробку.

Следует отметить, что при таком способе высушивания на стеклянной пластинке мы получаем рыбок, выпуклых с одной стороны (верхней) и плоских с другой (нижней, прилегающей к пластинке), и потому при составлении коллекции необходимо заранее предусмотреть ее ориентацию. При хранении коллекции нужно соблюдать обычные условия: применять нафталин и другие препараты, чтобы обезопасить ее от вредителей. Указанным способом мы высушивали как мелких живородок, так и крупных — гибридов меченосца и плятипецилии, имеющих в длину 10 см, в высоту — 4 см.

В настоящее время мы имеем в коллекции более 300 экз. живородящих рыб семейства пецилиид (Poeciliidae), которые сохраняются без изменения формы и окраски в течение 15 лет.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

ХРОНИКА

ОРНИТОЛОГИЧЕСКИЕ КОНФЕРЕНЦИИ

I

ЧЕТВЕРТАЯ ЦЕНТРАЛЬНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ИЗУЧЕНИЮ И ОХРАНЕ ПТИЦ В ГЕРМАНСКОЙ ДЕМОКРАТИЧЕСКОЙ РЕСПУБЛИКЕ

23—25 октября 1954 г. в Шверине (Мекленбург) состоялась Четвертая конференция по изучению и охране птиц в Германской Демократической Республике. Как и предыдущие конференции, она была организована Союзом деятелей культуры по демократическому обновлению Германии (Kulturbund zur demokratischen Erneuerung Deutschlands), в составе которого имеется орнитологическая комиссия в центре и орнитологические группы на местах. Эта комиссия издает выходящий в Берлине орнитологический журнал «Der Falke» (редактор — К. Гентц).

От советских орнитологов принять участие в работе конференции был приглашен проф. Г. П. Дементьев.

Орнитологические конференции в ГДР касаются теоретических и практических вопросов орнитологии (в частности, вопросов об охране птиц), они созываются более или менее регулярно и хорошо отражают как большое внимание к разработке орнитологии в университетах и в научных учреждениях, так и интерес к орнитологии и охране птиц со стороны населения. Кроме центральных конференций, бывают и местные.

Уже вскоре после образования Германской Демократической Республики состоялась Первая центральная конференция (Лейпциг, 21—22 ноября 1950 г.). Вторая конференция состоялась в Иене (29—30 сентября 1951 г.), третья — в Гальберштадте (9—10 мая 1953 г.). Председателем всех этих конференций был известный зоолог и физиолог профессор Грейфсвальдского университета Г. Шильдмахер (он же и председатель центральной орнитологической комиссии Союза деятелей культуры).

К работам Четвертой конференции мы вернемся несколько ниже, а пока — для более полного представления об орнитологических работах в ГДР — остановимся на работе Третьей конференции в Гальберштадте (отчет о ней вышел в свет в виде книги).

В работах Третьей конференции участвовали более 150 человек. Было прочтено и подверглось обсуждению 12 докладов. Проф. Г. Шильдмахер сообщил о работе орнитологического заповедника и станции на оз. Хидден (о-в Рюген) за время после окончания второй мировой войны. Здесь охраняются и изучаются различные водные птицы: сизые и озерные чайки, речные крачки, кулики-сороки, чибисы, зуйки, травники, кряквы, широконоски, чирки, длинноносые крохали (гнездящиеся здесь) и т. д. Работы ведутся в экологическом (размножение, питание) и физиологическом направлении (физиологические стимулы миграций). Станция и заповедник находятся в ведении Грейфсвальдского университета. Проводится и кольцевание птиц (до 2000 особей в год). Надо заметить, что, помимо Хидденской, в ГДР имеется и ряд других орнитологических станций (Зерран, Зеебах, Нешвиц и др.), работающих в области экологии, охраны птиц и выяснения их роли в сельском и лесном хозяйстве.

Из других докладов отметим следующие. Г. Вебер, на основе почти 20-летних наблюдений, сообщил данные об экологии клеста-еловика (в частности, он окончательно доказал, что зеленый и красный наряд самцов клестов является не возрастным изменением, а имеет альтернативный характер). Проф. Э. Штреземанн доложил об истории одной из замечательных орнитологических коллекций в Германии «Museum Heineanum» (Музей Гейне в Гальберштадте). Проф. Г. Гримм сообщил о роли больших городов в жизни птиц, а также о медицинском значении птиц как переносчиков заболеваний человека (всего таких болезней насчитывается 26—27, из них большой биологический интерес представляет так называемый пситтакоз, получающий, повидимому, за последние десятилетия все большее и большее распространение). Д-р К. Мансфельд говорил о влиянии на фауну птиц химических методов защиты растений и о задачах охраны птиц в плане подготовки нового общего закона по охране природы (этот закон был принят 9 августа 1954 г.). Д-р О. Бёзенберг сделал доклад об опытах отравления воробьев для защиты урожая (они проводились в массовом масштабе), Р. Пьехоцки —

о гибели стрижей в результате отравления ДДТ. Г. Вебер сделал сообщение о способах ловли зимующих и пролетных птиц, существенных для развития кольцевания. Наконец, Л. Вольф доложил о работе орнитологов с юными пионерами.

Не менее разнообразным было и содержание работ Четвертой центральной конференции в Шверине. Участвовали в ней около 220 человек, среди них — известные профессиональные зоологи, работники лесного дела и сельского хозяйства, учащаяся молодежь (студенты, школьники). В качестве представителя Западной Германии на конференции присутствовал проф. Р. Дрост, известный своими работами в области перелетов птиц, ныне — директор орнитологической станции в Вильгельмсхафене.

В программе работ конференции стояло 18 докладов. Проф. Э. Штреземанн сделал детальное сообщение о работах состоявшегося в мае — июне 1954 г. XI Международного орнитологического конгресса в Базеле; проф. Р. Дрост — о некоторых новых экологических задачах в кольцевании птиц; д-р К. Мансфельд — об охране птиц в свете новых законов об охоте и охране природы, а также о результатах массового применения отрав для борьбы с сороками и воробьями; Р. Пьехоцки доложил о результатах исследования массовой гибели сарычей на территории ГДР в зиму 1953/54 г. (возможно, от лептоспироза); д-р О. Бёзенберг — о питании стрижей; П. Еме — о полете птиц (с демонстрацией киносъемок полета колибри и голубей). К. Гентц сообщил о своих наблюдениях над птицами о. Фер, д-р Ф. Тиде — о фауне птиц Левица, О. Вадевиц — об экологии авдотки, В. Фейерштейн — о биологии мохноногого сыча. Д-р Х. Гроссе сделал доклад о «ненормальном» пении птиц (с демонстрацией звукозаписей). А. Бобак сообщил об экологических предпосылках охотничьего использования диких уток; А. Мюллер — о ловле птиц в целях биологических исследований; д-р Г. Крейтц — о некоторых результатах кольцевания птиц на орнитологической станции Нешвиц в Силезии. Г. П. Дементьев сделал два доклада — о древних источниках сведений об авифауне СССР (IX—XVIII вв. н. э.) и об эколого-географических вариациях окраски птиц в связи с некоторыми сторонами процесса видообразования. Вне программы проф. Э. Штреземанн сделал сообщение о недавно законченной коллективом советских зоологов монографии «Птицы Советского Союза».

Многие доклады иллюстрировались цветными и черными диапозитивами. В заключение был показан цветной фильм о фауне ГДР. После конференции состоялись экскурсии в заповедник Левиц, на Шверинские озера и на о-в Пель.

Советская орнитология, вопросы охраны природы в Союзе привлекали к себе на конференции много внимания и интереса. Участники конференции интересовались и организацией у нас научных зоологических исследований, и вопросами преподавания, и практической стороной работ в области орнитологии.

II

ТРЕТЬЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ В КИЕВЕ

3—10 декабря 1954 г. в г. Киеве, при Киевском государственном университете состоялась экологическая конференция, весьма многолюдная (712 участников) и работавшая по обширной программе.

Не касаясь работ этой конференции в целом, следует отметить, что в составе ее работала орнитологическая подсекция (председатель — проф. И. Б. Волчанецкий) и ряд вопросов орнитологического содержания был доложен на других секциях; вопросы орнитологии нашли свое отражение и в резолюции конференции. Из зоогеографических докладов большой интерес вызвало сообщение проф. И. Г. Пидопличко и проф. С. И. Медведева о задачах и принципах зоогеографического районирования. В связи с развитием сельскохозяйственного освоения черноземной полосы проф. И. И. Барабаш сделал два доклада: «Материалы к зоогеографическому районированию юго-восточной части Центральной Черноземной области» и «Принципы реконструкции промысловой фауны европейской лесостепи». На орнитологическом материале было основано и сообщение проф. А. К. Рустамова «К вопросу о понятии «жизненной формы» и опыт ее характеристики на примере пустынной фауны»[1].

Ряд докладов касался изменений авифауны под влиянием деятельности человека: проф. И. Б. Волчанецкого — «О формировании древесно-кустарниковой фауны птиц и млекопитающих в зоне орошения», проф. Э. В. Кумари — «Динамика орнитофауны Прибалтики за последние столетия и возможные направления в ее дальнейших изменениях»; доц. В. В. Стаховского «О птицах днепровских плавней в связи со строительством Каховской ГЭС»; доц. А. С. Будниченко — «Об уходе за полезащитными лесонасаждениями и охране поселяющихся в них полезных животных»; Г. А. Успенского — «Опыт паркового разведения утки-кряквы в Аскания-Нова». Некоторые доклады были посвящены экологии отдельных видов и групп. Вопросу о влиянии света на газообмен и активность птиц в связи с некоторыми особенностями их мозга и глаза был посвящен доклад проф. И. Д. Стрельникова и его сотрудников; условиям развития сезонных признаков у теплокровных животных (главным образом птиц) — сообщение проф.

[1] Полный его текст опубликован в «Зоологическом журнале», т. XXXIV, вып. 4 за 1955 г.

Б. Г. Новикова; «О роли межвидовых взаимоотношений в развитии колониальности у птиц (на примере «птичьих базаров» Баренцова моря)» доложил д-р биол. наук Л. О. Белопольский. Несколько интересных докладов касалось вопросов экологии размножения птиц — закономерностей размножения птиц на Севере (Л. О. Белопольский), вопроса о постоянстве занятия гнездовых участков (Ю. А. Исаков и В. В. Немцев) и т. д. Оживленные прения вызвал доклад проф. Г. А. Машталера о некоторых приемах («глубокое охлаждение») при инкубации яиц выводковых птиц.

В резолюции конференции отмечены успехи в проведении экологических исследований птиц — в частности, по изучению авифауны культурного ландшафта, по выяснению вопросов направленных изменений авифауны в районах гидростроительства, по изучению экологии отдельных, важных в практическом отношении видов, по охране и привлечению птиц. Конференция отметила необходимость дальнейшего развития исследований в этих и других направлениях (в частности — изучения значения птиц для теоретического и практического решения ряда медицинских и ветеринарных вопросов). Экологическая конференция пришла также к выводу — вполне справедливому — о желательности усиления работ по кольцеванию птиц. Но при этом было указано, что в свете накопления результатов работ по кольцеванию птиц и их анализа выяснилась с полной очевидностью недостаточность кольцевания для выяснения всех вопросов миграций птиц. Визуальные наблюдения над перелетом птиц, в особенности с попытками количественной оценки явлений, служат, повидимому, основным, во всяком случае — не менее существенным, чем кольцевание, способом изучения перелетов. В связи с этим Киевская конференция отмечала необходимость организации сети станций и пунктов по изучению миграций птиц, особенно на Белом и Балтийском морях, а также в центральной полосе Европейской части СССР. Отмечена — в подтверждение ряда предыдущих решений различных организаций — крайняя необходимость издания в Советском Союзе специального орнитологического журнала. Как одну из основных задач в области охраны природы Киевская конференция выдвинула подготовку общесоюзных постановлений об охране природы (включающих, естественно, и охотничьи правила).

III

СОВЕЩАНИЕ ПО ВОПРОСАМ ИЗУЧЕНИЯ МИГРАЦИЙ ПТИЦ В ПРИБАЛТИКЕ

В мае 1954 г. в Таллине состоялась Вторая Прибалтийская орнитологическая конференция, на которой, при участии орнитологов из разных частей Советского Союза, был обсужден ряд вопросов изучения перелетов птиц в районе Балтийского моря. Здесь подобного рода работы имеют большую традицию; вместе с тем они могут связать работы советских и западноевропейских зоологов, способствуя установлению точных представлений о размещении гнездящихся в СССР птиц и вне времени их гнездования. Очевидно, что этот вопрос заслуживает внимания с хозяйственной точки зрения (использование охотничьих видов, охрана полезных в ряде других отношений птиц), с точки зрения паразитологии и др.

Таллинская конференция приняла решение приступить к планомерному изучению перелетов птиц путем организации сети постоянных пунктов наблюдений — от Карело-Финской ССР до Калининградской области. Признано было желательным организовать такие наблюдения в Кандалакшском заповеднике, в Псковской и Ленинградской областях Российской федерации и на территории Белорусской ССР. В соответствии с этим решением осенью 1954 г. по широкой программе были проведены наблюдения за перелетом птиц. Особенно удачно прошли они в Эстонской ССР — там, при поддержке Института зоологии и ботаники АН Эстонской ССР (директор — действительный член Академии, д-р биол. наук, проф. Х. М. Хаберман) и орнитологической секции Эстонского общества естествоиспытателей, было организовано девять наблюдательных пунктов. Возглавлял эту работу проф. Э. В. Кумари. В Литовской ССР такие пункты работали в заповеднике на оз. Жувинтас (М. И. Валюс и др.) и на побережье Куршского залива в Вентес-Рагас (А. П. Войткевичус). Латвийская ССР, к сожалению, в 1954 г. в этой работе участия не принимала, отчего в наблюдениях и материалах, естественно, возникли пробелы. В Псковской области подобного рода работы, но в несколько ином плане, ведутся уже много лет и продолжались и в 1954 г. (доц. М. М. Мешков). Наконец, в Карело-Финской ССР наблюдения также были организованы в нескольких пунктах (Вырма, Пангома и т. д.— д-р биол. наук Л. О. Белопольский).

Все эти работы в основном велись в районах морского побережья или у крупных внутренних водоемов. Очевидно, что в ближайшей перспективе предстоит изучение и второй, технически более трудной стороны вопроса — так сказать, «сухопутных» миграций. Надо отметить, что в проведенных осенью 1954 г. работах применялась методика по возможности синхронных визуальных наблюдений и одновременно — возможно более полной количественной оценки явлений природы; и то и другое весьма существенно, так как это дает возможность получить сведения, дополняющие результаты кольцевания (последнее, конечно, необходимо, но неизбежно, по существу методики, дает односторонний и неполный материал).

Для обсуждения всех этих результатов разработки программы дальнейшего изучения перелетов птиц в Прибалтике и координации подобных работ в отдельных рес-

публиках по инициативе Института зоологии и ботаники АН Эстонской ССР было созвано специальное совещание. Оно состоялось в г. Тарту 13—14 марта 1955 г. В работах совещания приняли участие 72 человека, как специалисты-зоологи, так и преподаватели средних школ, любители-натуралисты, учащиеся, студенты и др. Естественно, что большинство делегатов представляли Эстонскую ССР; кроме того, были зоологи из Литовской, Латвийской, Карело-Финской республик, из Пскова, Ленинграда и Москвы.

Всего было сделано 13 докладов научного и научно-организационного характера. Проф. Э. В. Кумари прочитал два сообщения — «Организационные вопросы изучения миграций птиц в Прибалтике и соседних областях» и «Научные результаты координированных наблюдений над миграцией птиц по восточному побережью Прибалтики осенью 1954 г.». Д-р биол. наук Л. О. Белопольский сделал доклад «Некоторые данные о пролете птиц осенью 1954 г. на побережье Белого моря и перспективы организации наблюдений за миграциями птиц в Карело-Финской ССР». Доц. М. М. Мешков доложил «О волнах пролета птиц в Псковской области». Большое внимание привлекло к себе сообщение доц. Э. Я. Тауриньша: он говорил «О значении определения пола и возраста в популяциях птиц для понятия закономерностей сезонного размещения вида в целом» и отметил ряд важных особенностей миграций у отдельных особей в зависимости от их возраста и пола. Канд. биол. наук М. М. Белопольская сделала сообщение на тему «Зависимость гельминтофауны куликов от миграций». Три доклада были посвящены перелетам птиц в Литовской ССР: канд. биол. наук М. И. Валюса — «Некоторые материалы по миграциям и кольцеванию птиц в Литовской ССР» (здесь, в частности, были сообщены сведения о результатах акклиматизации в Литве астраханских серых гусей), А. П. Войткевичуса — «Общая характеристика миграций птиц в Вентес-Рагас» и «Миграция птиц в Вентес-Рагас в августе 1954 г.». Остальные сообщения касались перелетов птиц в Эстонии: доклад А. Я. Линта — «О запоздалом прилете скворцов весной 1954 г. в Эстонской ССР», А. И. Йыги — «Осенняя миграция птиц в 1954 г. в заливе Матсалу», М. Ю. Никлуса — «Осенняя миграция 1954 г. на морском острове Хабулайд», Л. Т. Роотсмяэ — «О миграциях водяных и прибрежных птиц в северо-западной части Чудского озера в 1954 г.».

Все эти доклады представляли несомненный интерес; кроме приведения новых фактических данных, была показана целесообразность принятой в 1954 г. системы наблюдений за пролетами. Это нашло свое отражение и в резолюции совещания. Для планирования и координации дальнейших работ по всестороннему изучению перелетов птиц в Прибалтике избрана постоянная комиссия. Председатель комиссии — проф. Э. В. Кумари, ученый секретарь — С. Х. Онно, члены: от Эстонии — канд. с.-х. наук Р. К. Тамм, от Латвии — канд. биол. наук Э. Я. Тауриньш, от Литвы — действ. член АН Литовской ССР, д-р биол. наук, проф. Т. Л. Иванаускас, от Карело-Финской ССР — д-р биол. наук Л. О. Белопольский, от Псковской области — канд. биол. наук М. М. Мешков. Комиссия будет находиться при Институте зоологии и ботаники АН Эстонской ССР (Тарту, ул. Айя, д. 21).

Участники совещания имели возможность ознакомиться с работой зоологических учреждений Эстонской академии наук и Тартуского университета, а также с его замечательной библиотекой.

Следует отметить, что в результате работ совещания выяснилась, на наш взгляд, целесообразность расширения работ по изучению миграций птиц — по примеру проведенных в Прибалтике. Подобную работу желательно было бы организовать на Каспийском море (для чего следует опереться на сеть прикаспийских заповедников — в дельте Волги, в Азербайджане и Туркмении), а также в центральной полосе Европейской части Союза (бассейн Волги). Разумеется, что этим дело не должно ограничиваться, и в дальнейшем надо стремиться к созданию рациональной сети станций и наблюдательных пунктов по изучению миграций птиц по всей территории СССР.

Г. П. Дементьев

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 5

РЕЦЕНЗИИ

Ф. И. СТРАУТМАН. **ПТИЦЫ СОВЕТСКИХ КАРПАТ**, Академия наук Украинской ССР, Институт агробиологии, Изд-во АН УССР, Киев, 1954, 331 стр., 20 рис., 30 карт 44 схематических профиля, цена 25 р. 60 к.

Изучение фауны Карпат, как это сжато и в то же время конкретно показано автором книги, имеет более чем столетнюю историю. В этой работе принимали участие натуралисты Польши, Чехословакии, Венгрии, Румынии, Германии. Восточные Карпаты, однако, оставались до последнего времени мало исследованными, и полной региональной сводки по птицам этого весьма интересного в зоогеографическом отношении горного края мы до настоящего времени не имели. Поэтому выход в свет сочинения Ф. И. Страутмана надо считать нужным и своевременным, полезным как для теоретической, так и для прикладной зоологии.

Работа состоит из предисловия и 12 глав, в конце приведены основные выводы и список литературы (161 название, в том числе 86 иностранных, в большинстве польских). Главы в книге сгруппированы в три части: 1. «Фауна птиц Советских Карпат», 2. «Зоогеография Советских Карпат», 3. «Некоторые вопросы экологии и биоценологии фауны Советских Карпат». Первая часть работы включает два небольших очерка, посвященных физической географии страны и истории орнитологических исследований в ней, и самую большую в книге главу — «Систематический обзор птиц Советских Карпат». Вторая и третья части посвящены общим вопросам зоогеографии и экологии птиц Карпат (ландшафтно-зональное распределение птиц, основные типы их ареалов, орнитогеографические особенности Советских Карпат, происхождение и формирование авифауны местности, колебание численности позвоночных, вертикальное распространение птиц, кочевки и вертикальные миграции птиц, викарирование близких видов и роль речных долин в формировании авифауны горной страны).

Приведенная здесь структура работы свидетельствует о том, что перед нами — обширная эколого-биогеографическая монография. Отметим также, что в основу рассматриваемого труда положены большие коллекционные материалы (всего просмотрено около 5500 экз. шкурок птиц, из которых 3500 собрано автором и его сотрудниками) и длительные полевые экологические наблюдения. Критически просмотрена большая литература.

В специальной части работы приведено описание 180 видов птиц, отмеченных для Восточных Карпат. Описания содержат данные о распространении (кроме сведений о распространении, тут приведены наблюдения по биотопическому и вертикальному размещению), биологии (они хотя во многом еще отрывочны в отношении ряда видов, но совершенно оригинальны, т. е. добыты самим автором), а для некоторых видов — замечания таксономического характера.

Существенным дополнением к специальной части работы являются 42 рисунка и 15 карт, где графически очень наглядно показано распространение целого комплекса видов птиц в Восточных Карпатах и дан список наземных позвоночных края; в отношении птиц здесь важны данные о характере пребывания и распределения их по ландшафтам страны. Можно еще отметить, что в повидовых очерках автор, основываясь на своих наблюдениях, вскрывает конкретные связи изучаемых птиц с соответствующими ландшафтами Восточных Карпат. В целом специальный раздел работы содержателен и хорошо показывает, что требует дальнейшего выяснения в отношении отдельных видов — здесь первоочередными являются задачи аутоэкологического исследования.

Интересны и содержательны и следующие главы, являющиеся обобщающими разделами книги. В них рассмотрен целый круг вопросов, интересных, на взгляд рецензента, не только для зоогеографии Карпат, но и для горной авифауны вообще. Таковы, например, данные о значении речных долин в формировании фауны гор и проникновении равнинных форм в горный ландшафт, сведения о викариате близких видов и др.

Особое внимание автор уделяет такому важному экологическому вопросу при изучении авифауны гор, как вертикальное распределение птиц. Анализируя вертикальное распределение птиц по растительным зонам и ландшафтам Восточных Карпат и выясняя причины образования различных типов ареалов в пределах этой горной страны, Ф. И. Страутман исходит из положения о единстве организма и среды.

Автор выделяет Карпаты в особый орнитогеографический округ и предпринимает

попытку описать историю сложного вопроса — происхождения и формирования авифауны восточной части этих гор. Среди зоогеографических выводов автора особенно интересен вывод о том, что Карпаты служат северо-восточной и юго-западной границей распространения многих видов птиц. Ф. И. Страутман в своем исследовании не ограничивается только птицами и иногда привлекает для общих построений данные и по другим группам животных; одна глава по содержанию целиком выходит за рамки названия книги, так как в ней речь идет о колебании численности наземных позвоночных.

Несмотря на весьма положительное впечатление, которое производит книга (повторяю — интересная, полезная и нужная), в ней, однако, имеется и ряд недостатков, которые, на наш взгляд, касаются и частностей, и некоторых общих вопросов.

Одно общее замечание по структуре работы. Разделение обобщающей части книги на два раздела едва ли оправдано; речь здесь идет о вопросах зоогеографического и лишь частью экологического порядка, но не биоценологического. Во избежание некоторого повторения и для большей конкретности лучше было бы, пожалуй, идти по пути укрупнения некоторых глав. Например, главы 6-ю и 7-ю (возможно, еще и 5-ю) можно было бы объединить в одну, так как переплетение их неизбежно. Отсутствие этого привело автора к неоднократному возвращению в различных местах книги к одному и тому же вопросу — о роли речных долин в формировании авифауны гор (кроме специально посвященной этому вопросу 12-й главы, об этом же говорится, например, в 5-й и 6-й главах). Лишней кажется 1-я глава (даже если она в работе была бы представлена в развернутом виде), так как необходимые физико-географические и палеогеографические сведения автором использованы в соответствующих местах работы, например, в 4-й и 7-й главах.

Глава 2-я написана конкретно и со знанием истории вопроса. Здесь, однако, уместно было бы привести сведения о маршрутах различных исследователей и о местах хранения коллекционных материалов, собранных ими на Карпатах. К сожалению, подобных данных, в частности о пунктах стационарной работы и маршрутах даже самого автора, в книге нет. Поэтому вернее было бы назвать эту главу — «Обзор орнитологической литературы по Восточным Карпатам».

Высоко оценивая заслуги А. А. Грабаря в изучении авифауны Восточных Карпат, Ф. И. Страутман в то же время, как нам кажется, делает некоторые упреки этому автору не совсем обоснованно,— в частности, несправедливы упреки в употреблении бинарной номенклатуры и в ненахождении им нескольких видов птиц, обнаруженных позднее (стр. 15). Что касается кольчатой горлицы, то она в Закарпатской области появилась только в 1944 г. (найдена в Ужгороде А. А. Грабарем — см. стр. 268 книги Ф. И. Страутмана); понятно, почему А. А Грабарь и не встретил ее ранее.

Нам думается, что для большей степени полноты и конкретности в систематической части работы следовало бы дать перечень экземпляров, хотя бы потому, что в центральных наших хранилищах, где ведутся обобщающие работы в масштабе Союза, материал по Карпатам очень беден. Такие сведения, как известно, крайне нужны при работах по выяснению ареалов; к тому же Карпаты, как уже сказано, для многих птиц являются биогеографической границей распространения.

Зоогеографические построения автора сделаны на высоком уровне, но некоторые положения спорны. Так, совершенно верно Ф. И. Страутман считает актуальной задачей зоогеографии развитие ландшафтно-географического направления и осуществляет это на примере орнитогеографии Карпат. Но в таком случае едва ли целесообразно говорить о Карпатах еще как об особом орнитогеографическом округе. Районирование, на взгляд рецензента,— пройденный этап, по крайней мере в орнитогеографии, и если о нем говорить, то лучше в экологическом смысле, что полезно будет и для прикладных целей. Речные долины и их фауну более правильно рассматривать в качестве мощных интразональных включений в основной, горный, ландшафт страны с его характерной фауной.

Виды, населяющие ландшафты Восточных Карпат, подразделены на три категории: господствующие, обычные и редкие (стр. 177). При всей схематичности подобные сведения полезны, но, к сожалению, в ряде случаев данные таблиц (стр. 190—234) не точно соответствуют сведениям, приведенным в повидовых описаниях. Приводим пример: на стр. 142 автор пишет, что «...жулан в Карпатах — весьма многочисленная и всюду обычная птица». Исходя из этих слов, можно подумать, что жулана мы должны увидеть во всех таблицах основных ландшафтов, причем в рубрике господствующих видов; но на самом деле в списке обитателей горных буковых лесов этой птицы нет, в списке птиц буково-грабово-дубовых лесов предгорий она значится в числе обычных и только в культурном ландшафте речных долин — среди господствующих видов. Такие несоответствия отмечаются и для среднеевропейского седого дятла (на стр. 74 приводится в качестве довольно обычного вида, особенно для буковых лесов, а на стр. 193 числится среди редких видов буковых лесов), обыкновенного ворона, серой славки, филина и др. Основная причина подобных противоречивых сведений, повидимому, заключается в том, что принятая автором шкала численности нашла применение только в общей части работы (глава 4-я).

Неувязки имеются и в отношении экологической терминологии. Понятие «ландшафт» автор употребляет то в узком смысле (здесь лучше говорить о биотопах), то в широком. От введения в орнитологию понятия «фасции» лучше воздержаться (8-я глава).

Можно найти отдельные неточности и промахи, наличие которых в большой книге, какой являются «Птицы Советских Карпат», почти неизбежно. Туркестан (даже в понятии Н. А. Северцова) находится не в Центральной Азии (стр. 286). Всюду в тексте «коньки», а вдруг на стр. 309 — «шеврицы». Юрок — зимующий вид — даже с оговоркой не может, повидимому, быть отнесен в число господствующих в данном ландшафте, так как связи у него с данными условиями существования временные, а поэтому и непрочные (стр. 192). В числе работ по вертикальной миграции птиц на Кавказе и в Средней Азии (Ф. И. Страутман ссылается на них и проводит соответствующие сравнения характера вертикального распространения птиц в различных горных массивах нашей страны) пропущена специальная статья Л. Б. Бёме (1932). Нет в библиографии и некоторых статей А. А. Грабаря.

Книга напечатана хорошим шрифтом и на хорошей бумаге. В ней довольно много ландшафтных снимков, профилей и карт, которые при печатании вышли хорошо. Издательство АН УССР выпустило не только содержательную и интересную, но и оформленную со вкусом книгу, в добротном переплете. Книге нехватает, пожалуй, цветных таблиц наиболее характерных горных видов птиц.

Несмотря на ряд отмеченных дефектов, книга Ф. И. Страутмана, бесспорно, является ценным вкладом в нашу орнитологию и сыграет важную роль в изучении фауны Советских Карпат.

А. К. Рустамов

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. «Зоологический журнал» печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам теоретической и практической зоологии. Особое внимание журнал уделяет зоологическим проблемам, связанным с сельским хозяйством и здравоохранением, а также с вопросами рыбного и пушного хозяйства.

2. Статьи не должны превышать 1 авт. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки и список цитированной литературы).

3. Детально история вопроса излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

4. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы, в виде сжато изложенных параграфов.— 6. Список литературы.

5. Рукописи должны быть переписаны на машинке на одной стороне листа. Страницы должны быть перенумерованы. В заголовке статьи следует указать, откуда она исходит. Должны быть приложены точный адрес и имя и отчество автора.

6. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке, или от руки, разборчивым (печатного типа) почерком.

7. Никакие сокращения слов, имен, названий, как правило, не допускаются. Допускаются лишь общепринятые сокращения — мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п.

8. Цифровые материалы надо, по возможности выносить в сводные таблицы. Каждая таблица должна иметь свой порядковый номер и заглавие, указывающие на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

9. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должны быть обозначены: автор, название статьи и номер рисунка.

10. Иллюстрации (рисунки, диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фото — контрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов).

11. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть даны на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

12. Первое упоминание в тексте и таблицах названия вида животного приводится по-русски и по-латински, например: водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, в противном случае — первая буква рода и видовое название по-латински, например: A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

13. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов (1932) или Браун (Brown, 1941). При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется только по-русски.

14. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке алфавита (должны быть указаны: фамилия автора, инициалы, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, издательство или место издания, год).

15. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать 1500—2500 печатных знаков и должен по возможности снабжаться переводами специальных терминов.

16. Редакция «Зоологического журнала» оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

17. Корректура по причинам, не зависящим от редакции, автору не предоставляется. Поэтому текст присылаемой рукописи является окончательным и должен быть тщательно приготовлен, выверен и исправлен. Вместо корректуры автору высылаются контрольные гранки. Никакие изменения текста гранок (за исключением восстановления пропущенного набора текста) не могут быть использованы.

18. Авторам предоставляется 50 оттисков их статей бесплатно.

СОДЕРЖАНИЕ

Краткие сообщения

Хроника

Рецензии

Т-07156 Подписано к печати 19.IX 1955 г. Тираж 3600 экз. Зак. 1599
Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$. Бум. л. $7^1/_4$ Печ. л. 19,86 + 1 вкл. Уч.-изд. л. 20,8

2-я типография Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 22 руб. 50 коп.